

Л. В. ВЕТЧИННИКОВА, А. Ф. ТИТОВ, Т. Ю. КУЗНЕЦОВА **КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА**

Л. В. ВЕТЧИННИКОВА
А. Ф. ТИТОВ
Т. Ю. КУЗНЕЦОВА

Карельская БЕРЕЗА

**биологические
особенности,
динамика ресурсов
и воспроизводство**



Л. В. ВЕТЧИННИКОВА, А. Ф. ТИТОВ, Т. Ю. КУЗНЕЦОВА **КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА**

Л. В. ВЕТЧИННИКОВА
А. Ф. ТИТОВ
Т. Ю. КУЗНЕЦОВА

Карельская БЕРЕЗА

**биологические
особенности,
динамика ресурсов
и воспроизводство**



Russian Academy of Sciences
Karelian Research Centre
Forest Research Institute
Institute of Biology

L. Vetchinnikova, A. Titov, T. Kuznetsova

**CURLY BIRCH:
biological characteristics,
resource dynamics, and reproduction**

Petrozavodsk 2013

Карельский научный центр
Российской академии наук
Институт леса
Институт биологии

Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, Т. Ю. Кузнецова

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
биологические особенности,
динамика ресурсов и воспроизводство**

Петрозаводск 2013

УДК 582.632.1: 581.16: 502.171

ББК 28.592.72

В39

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН А. Ф. Титов

Рецензенты:
доктор биологических наук А. М. Крышень
кандидат биологических наук О. Н. Лебедева

Подготовка и издание монографии осуществлялись при финансовой поддержке Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю.

Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 312 с.: ил. 130, табл. 30. Библиогр. 470 назв.

ISBN 978-5-9274-0608-1

В монографии обобщены результаты многолетних исследований карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, обладающей высокоценной узорчатой древесиной, генофонд которой в природных условиях к настоящему времени в значительной степени утрачен. На основании собственных и литературных данных описаны основные биологические особенности карельской березы, показаны современные границы ее ареала, выявлены основные причины их изменения, наблюдаемые на протяжении последних почти 100 лет. Особое внимание уделено вопросам динамики ресурсов карельской березы в условиях изменения природно-климатической среды и антропогенных воздействий. Представлены данные о репродуктивном потенциале карельской березы и рассмотрены возможности использования современных биотехнологий для воспроизводства ее ресурсов и сохранения генетического разнообразия. Также рассмотрены вопросы происхождения карельской березы и механизмы формирования у нее узорчатой текстуры древесины.

Для научных работников, преподавателей вузов, аспирантов и студентов лесохозяйственных и биологических специальностей, а также для исследователей и специалистов в области охраны и воспроизводства растительных ресурсов.

ISBN 978-5-9274-0608-1

© Ветчинникова (Конина) Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю., 2013

© Карельский научный центр РАН, 2013

© Институт леса Карельского научного центра РАН, 2013

© Институт биологии Карельского научного центра РАН, 2013

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода Береза (*Betula* L.), относящегося к семейству Березовые (*Betulaceae*), порядку Букоцветные (*Fagales*), распространены во всех природных зонах Северного полушария с умеренным климатом, от тундры до субтропиков (Consensus document..., 2003). Многие виды березы являются важными лесообразующими породами: формируют чистые насаждения или входят в состав смешанных лесов. В лесостепной зоне береза образует березовые рощи – колки, а в тундре – кустарниковые и кустарничковые заросли – ёрники (Пономарев, 1933; Гроздова, 1979). Береза участвует в формировании древесной растительности на ее северной и южной границах распространения, поднимается высоко в горы.

Столь разные условия произрастания объясняются генетическими особенностями березы, которые определяют, в частности, не только ее адаптационные возможности, но и широкую изменчивость морфо-физиологических признаков как вегетативной, так и генеративной сферы. Видимо, поэтому еще Регель (Regel, 1865) относил род *Betula* к ряду «тех трудных родов», которые «доводили» исследователей «до отчаяния». Не случайно определенные разногласия во взглядах разных авторов на количество видов в этом роде сохранились до сих пор (Пономарев, 1933; Васильев, 1942, 1964, 1969; Орлова, 1952, 1956; Раменская, 1960, 1974, 1983; Данченко, 1990; Цвелев, 2002 и др.).

В ботанической литературе в настоящее время описано от 40 до 70 видов березы (Furrow, 1990; Atkinson, 1992; Consensus document..., 2003). Иногда отмечают большее число видов – около 100 (но некоторые из них, по всей вероятности, гибридного происхождения). Существуют в данном случае еще и сложности в применении цитогенетического анализа из-за небольшого размера хромосом у березы при довольно большом их числе (от 28 до 112).

Широкое видовое разнообразие берез представлено во флоре Европы, восточных районах Азии и в Северной Америке (Нунунен et al., 2010). В России по разным источникам произрастает не более 40 видов (Замятнин, 1951; Лихачев, 1959; Рубцов и др., 1974; Лесная энциклопедия, 1985; Лантратова, 1991; Киселева и др., 2010; Конспект флоры..., 2012), интродуцировано около 25 видов.

На территории европейской части России наибольшее распространение получили береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Сложность таксономической обработки данного рода отразилась и в использовании названий этих видов. Например, березу повислую часто называют березой бородавчатой. В то же время еще в середине 18-го века, согласно Карлу Линнею (1753), они не разделялись и считались одним видом березой белой *Betula alba* L. (единственная древесная порода, имеющая белый цвет коры благодаря присутствию в бересте бетулина). Несколько позднее, в 1791 г., анализируя гербарный материал, Эрхарт (Ehrhardt) на основании морфологических признаков разделил вид *Betula alba* (береза белая) на два разных вида: березу бородавчатую *Betula verrucosa* Ehrh. (ее ярким отличительным признаком, наряду с другими, является наличие округлых железистых волосков на однолетних побегах) и березу пушистую *Betula pubescens* Ehrh. (ее характерное отличие – присутствие опушения у основания жилок на нижней стороне листовой пластинки). Эти латинские названия получили широкое распространение. Однако в середине 20-го века выяснилось (Natho, 1959, 1964; Васильев, 1964), что еще до Линнея немецкий ботаник Рот (Roth) выделил и описал в 1738 г. в качестве вида березу повислую *Betula pendula* (на основании другого типичного признака – свисающих вниз ветвей), которая по характеристике соответствует березе бородавчатой, позднее выделенной Эрхартом. Согласно правилам установления приоритета, официальное подтверждение получило название береза повислая *Betula pendula* Roth. Хотя до сих пор в литературе оба названия встречаются как синонимы. Для березы пушистой в таком случае корректным было бы название *Betula alba* L. (Natho, 1964; Евдокимов, 1989; Данченко, 1990; Ветчинникова, 2004а), но оно пока не закреплено в Международном кодексе ботанической номенклатуры (McNeill et al., 2012).

Активное использование названия *Betula pubescens* обусловлено, по всей вероятности, и тем, что оно в большей степени соответствует описанию данного вида по сравнению с *Betula alba*.

Береза повислая и береза пушистая различаются между собой как по морфо-физиологическим признакам, так и по цитогенетическим показателям. При этом обе считаются неприхотливыми растениями, встречаются почти во всех лесорастительных зонах, однако между ними существуют определенные различия в предпочтениях местообитаний. Например, береза повислая является более засухоустойчивой и обычно произрастает на возвышенных местах с низким уровнем грунтовых вод. Береза пушистая, наоборот, чаще встречается на пониженных и заболоченных участках с высоким уровнем грунтовых вод (Лихачев, 1959). Тем не менее их ареалы часто перекрываются, а в условиях Фенноскандии оба вида нередко произрастают совместно.

Считается, что северная граница распространения древесной растительности на северо-западе России, как и во всей Фенноскандии, образована березой, сообщества которой составляют подзону березовой лесотундры и «субальпийский» пояс в горах (между хвойными лесами и горной тундрой) (Крючков, 1976; Елина и др., 2000), на восточно-европейском Севере – елью и березой, от Урала до Чукотки – лиственницей (Крючков, 1976). Горные и лесотундровые березовые редколесья и криволесья на Кольском полуострове, по данным М. А. Раменской (1983), состоят из березы Черепанова (*Betula czerepanovii* N. I. Orl.) с большей или меньшей примесью березы субарктической (*Betula subarctica* Orlova) и березы мозолистой (*Betula callosa* Lindq.). Береза образует здесь невысокие древостои высотой 4–8 м, у южного предела – до 10–12 м, а у северного (на самых сухих и бедных почвах) – до 1,5–2,0 м, часто сильно разреженные, одиночные или многоствольные, в большей или меньшей степени искривленные. На равнинных территориях северотаежной зоны господствуют хвойные леса, а березовые и елово-березовые широко распространены только по долинам рек и ручьев. Это настоящие леса с хорошо развитым высоким древостоем. В среднетаежной зоне естественные первичные березняки уже не встречаются (кроме облесенных березой болот), но много вторичных березняков,

развивающихся на месте вырубки хвойных (в основном еловых) лесов (Раменская, 1983). Кроме перечисленных видов к аборигенной флоре Фенноскандии относится береза карликовая (*Betula nana* L.), широко распространенная в тундре, а на юге данной территории занимающая преимущественно болота (Раменская, 1983).

В Республике Карелия общая площадь земель Государственного лесного фонда по данным на 01.01.2013 г. составляет 14 535,4 тыс. га, т. е. 80,5 % от общей площади земельного фонда (Государственный доклад..., 2013). Насаждения с преобладанием березы занимают 1012,8 тыс. га (10,9 %) от всей покрытой лесом площади. Из представителей рода Береза повсеместно произрастают береза повислая и береза пушистая (Раменская, 1960, 1983; Кравченко и др., 2000; Кравченко, 2007). Обычна для данной территории и береза карликовая. Часто встречаются ее гибриды с березой пушистой и редко – с березой повислой. В Кемском районе по всему побережью Белого моря произрастают береза Черепанова и береза субарктическая. Редко, в отдельных местах, встречаются береза стройная (*B. concinna* Gunnarsson), береза кожистая (*B. coriacea* Gunnarsson), береза приземистая (*B. humilis* Schrank), береза Кузмищева (*B. kusmisscheffi* (Regel) Sukacz).

В южной части Карелии аборигенным представителем флоры является карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti), которая не образует здесь чистых по составу древостоев, а встречается одиночно или группами в смешанных насаждениях с другими лиственными, а иногда и с хвойными породами (Сokolov, 1950). Она обладает уникальной высокодекоративной текстурой древесины с особыми физико-механическими свойствами, делающими ее высокоценной для производства мебели и шпона, а также для изготовления сувениров.

Надо заметить, что извилистость волокон в древесине можно встретить и у других видов деревьев, например, у сосны, ели, рябины, ольхи (Kosonen et al., 2004), бука (Rønne, устное сообщение, 2011), но у карельской березы она получила наиболее выраженное и стабильное проявление. Со времени начала систематического изучения карельской березы исследователи неоднократно высказывали различные гипотезы и предположения относительно ее происхож-

дения, а также о механизмах и причинах появления узорчатой текстуры древесины. Однако, несмотря на многочисленные попытки систематизации накапливаемых наблюдений и экспериментальных данных, до сих пор отсутствует достаточно убедительное объяснение, раскрывающее с необходимой аргументацией и полнотой все особенности и свойства, присущие карельской березе. При этом наиболее спорными по-прежнему остаются вопросы о причинах и механизмах образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы и, как одно из следствий этого, ее таксономический статус. Согласно латинскому названию она является разновидностью (формой) березы повислой, и в соответствии с ботанической номенклатурой ее следует называть: береза повислая разновидность карельская. Для удобства изложения мы, как и многие другие авторы, допускаем использование ее тривиального названия – карельская береза.

Судя по результатам исследований, карельская береза, имеющая прерывистый, фрагментированный (дизъюнктивный) ареал исключительно на территории Северной, Восточной и местами – Центральной Европы, может рассматриваться как результат особого направления в эволюции берез, сложившегося в специфических условиях данного макрорегиона, который находится под влиянием, с одной стороны, теплого течения Гольфстрим, а с другой – холодных потоков Северного Ледовитого океана. Нестабильность природно-климатических условий, усиливающаяся в последние годы, влечет за собой устранение обычно существующей фенологической изоляции произрастающих здесь видов березы и возможность в отдельные годы их гибридизации. Некоторые авторы (Любавская, 1968, 1975) даже считают, что биологические особенности карельской березы (ярко выраженный полиморфизм по форме роста и типу поверхности ствола, соотношение анатомических элементов древесины, а главное, устойчивое наследование признаков узорчатой древесины при семенном размножении) дают все основания для выделения карельской березы в качестве самостоятельного вида.

Следует особо сказать, что в настоящее время очень серьезные опасения вызывает то обстоятельство, что в результате длительного использования карельской березы в последние 50–70 лет отмечено

резкое сокращение ее ресурсов в природных популяциях вплоть до полного исчезновения на территории отдельных стран и регионов. Ускорению этих процессов содействуют и некоторые ее биологические особенности (дизъюнктивный ареал, низкая конкурентоспособность по сравнению с другими древесными породами и т. п.), а также заметно усилившееся за последние десятилетия антропогенное воздействие (прежде всего незаконные рубки, случаи неконтролируемого использования гербицидов и т. д.). Нельзя исключить, что следствием наблюдаемых негативных процессов в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы, этого уникального представителя древесных растений.

В предыдущих наших монографиях «Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты)» и «Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L.», вышедших, соответственно, в 2004 и 2005 гг., были представлены основные результаты 30-летних исследований, направленных на изучение морфо-физиологических, биохимических, генетических, экологических особенностей берез, произрастающих в условиях Фенноскандии. За истекший почти 10-летний период времени с момента издания этих монографий нам удалось существенно расширить географию исследований мест естественного произрастания карельской березы и осуществить целый ряд новых экспедиций, в том числе международных, направленных на продолжение изучения ее биологических особенностей в границах естественного ареала. При посещении искусственно созданных насаждений изучался также и зарубежный опыт выращивания карельской березы. Кроме того, было продолжено обследование современного состояния ресурсов карельской березы на территории Республики Карелия. Значительно продвинулась вперед работа с культурой тканей карельской березы. Благодаря этому за указанный промежуток времени был накоплен весьма обширный фактический материал, позволяющий в значительной степени оценить и понять состояние ресурсов карельской березы на всем протяжении ее ареала, а также возможности и перспективы ее воспроизводства. Полученные результаты обобщены в настоящей работе и важны, на наш взгляд, как в практическом плане, так и в теоретическом отношении.

Авторы считают приятным долгом выразить искреннюю признательность всем коллегам, с которыми довелось участвовать в последние годы в международных экспедициях: О. Martinsson, J. Lesinski, J. Emanuelsson (Швеция), Т. Rønne, L. Larsen (Дания), Т. Hodnebrog (Норвегия), А. Viherä-Arnio, R. Hagqvist (Финляндия), коллегам из Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Республики Беларусь А. В. Пугачевскому, Т. Л. Барсуковой, Л. В. Обуховской и Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь В. Ф. Побирušко.

Особая благодарность специалистам лесного хозяйства Республики Карелия М. Л. Щуровой и М. В. Харитонову, вместе с которыми прошли сотни километров, обследуя основные места произрастания карельской березы на территории Республики Карелия.

Авторы выражают огромную благодарность сотрудникам лаборатории генетики Института биологии Карельского научного центра РАН к. б. н. О. Н. Лебедевой, к. б. н. Т. С. Николаевской, к. б. н. Л. В. Топчиевой, к. б. н. И. Е. Малышевой, к. б. н. Н. Л. Рендакову, а также сотрудникам Института леса КарНЦ РАН д. с.-х. н. А. И. Соколову, д. б. н. Ю. П. Курхину, к. б. н. М. К. Ильиновой, О. С. Серебряковой, Н. Е. Петровой и А. В. Репину за участие в проведении совместных исследований, результаты которых нашли частичное отражение в данной монографии.

Выражаем также искреннюю благодарность сотрудникам Государственного историко-архитектурного и этнографического музея-заповедника «Кижь» Ю. Г. Протасову, Т. В. Павловой, Р. С. Мартынову, А. А. Коросову и Государственного заповедника «Кивач» А. В. Сухову и И. Г. Шаудвитене за многолетнее сотрудничество.

Авторы искренне признательны рецензентам монографии д. б. н. А. М. Крыщенко и к. б. н. О. Н. Лебедевой за тщательный и заинтересованный просмотр рукописи и ценные замечания и пожелания.

Авторы благодарят к. с.-х. н. С. М. Синькевича и М. Л. Щурову за внимательный просмотр рукописи и высказанные пожелания.

Помимо собственных фотографий в иллюстративном материале книги использованы фотографии, любезно предоставленные коллегами – У. Мартинссоном (Швеция), Ю. Бачкайтисом (Литва), А. В. Тарасевичем (Украина), В. П. Путенихиным и А. А. Зарипо-

вой (г. Уфа), З. К. Хакимовой (г. Казань), О. Б. Гонтарь (г. Апатиты) и О. С. Серебряковой (г. Петрозаводск), которым авторы выражают благодарность.

Проведение экспедиционных, полевых и лабораторных исследований было бы невозможным без финансовой поддержки различных организаций и фондов и прежде всего Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (2004–2005 гг.), «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» (2006–2008 гг.), «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009–2011 гг.), «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» (2012–2013 гг.), федеральной «Программы организации экологического мониторинга природной среды музея-заповедника „Кижский“» (2007–2013 гг.), средств республиканского бюджета Республики Карелия, которые выделялись в рамках НИОКР (2005–2007, 2013 гг.) и региональной целевой программы «Сохранение генофонда карельской березы и воспроизводство ее ресурсов на территории Республики Карелия» (2009 г.), а также грантов «Русского географического общества» (2013 г.) и по программе межакадемического обмена с Республикой Беларусь (2013 г.).

Глава 1

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА – ВЫСОКОЦЕННОЕ РАСТЕНИЕ И УНИКАЛЬНЫЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЪЕКТ



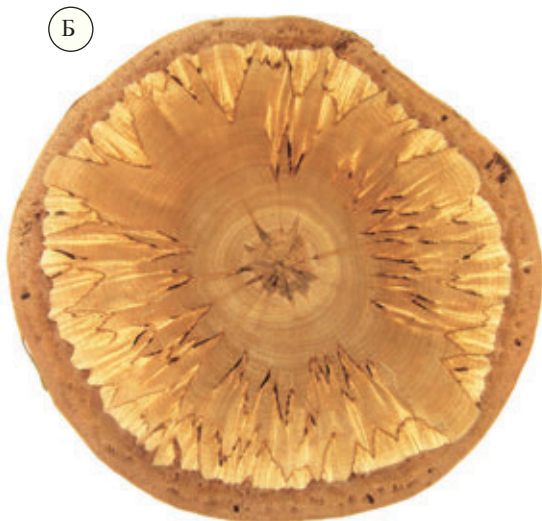
1.1. Биологические особенности карельской березы

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti является аборигенным представителем лесов Северной, Восточной и местами Центральной Европы. Многие отечественные и зарубежные ученые, начиная с первых десятилетий 20-го века, стремились познать ее биологические особенности. Такой повышенный интерес к ней не случаен. *Во-первых*, карельская береза обладает высокоценной декоративной (узорчатой) древесиной. *Во-вторых*, она является редким растением и во многих частях своего фрагментированного, дизъюнктивного ареала находится на грани исчезновения. *В-третьих*, она характеризуется высоким полиморфизмом и индивидуальной изменчивостью в текстуре древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной) и формах роста (от кустообразной до высокоствольной и иногда – гнездовидной). *В-четвертых*, в связи с сокращением численности и угрозой исчезновения, а также прерывистостью ареала карельская береза представляет интерес для популяционно-генетических и селекционно-генетических исследований, изучения вопросов эволюции древесной растительности, а также познания причин и механизмов образования узорчатой текстуры древесины и выявления закономерностей изменчивости и наследования этого уникального свойства.

Действительно, главная отличительная особенность карельской березы (рис. 1, А) заключается в наличии оригинальной узорчатой текстуры древесины, которая по рисунку и прочности напоминает мрамор (рис. 1, Б). Высокодекоративный узорчатый рисунок, хорошо



А



Б



В



Г

Рис. 1. Внешний вид карельской березы (А), березы пушистой (В) и поперечные спилы их древесины (Б, Г)

заметный на поперечном спиле (рис. 1, Б), создается благодаря сочетанию золотисто-белых блестящих полосок и темно-коричневых включений, наряду с волнисто-изгибающимися годовыми кольцами, расположенными на обычно светло-желтом фоне основной массы древесины. Волокна древесины у карельской березы направлены не строго вертикально, а под разным углом, что приводит к образованию в ней извилистости, курчавости, наличия «завитков» и оригинальной цветовой гаммы, местами с блестящей поверхностью. У других видов березы (рис. 1, В) на поперечных спилах древесины рисунок отсутствует (рис. 1, Г).

Кроме этого, древесина карельской березы является твердой и тяжелой (930 кг/м^3 сырой массы), обладает высокой прочностью во всех направлениях. Изучение физико-механических свойств древесины карельской березы показало, что ее плотность выше примерно на 17 %, прочность при сжатии поперек волокон – в 2 раза, а торцовая твердость – в 1,5 раза по сравнению с березой повислой, выросшей в тех же условиях (Соколов, 1937, 1950). Древесина карельской березы колется с большим трудом, но при этом довольно легко обрабатывается столярными и токарными инструментами (Яблоков, 1949). Поэтому она широко используется для изготовления сувениров, мебели и древесных орнаментов. Образцы старинной мебели и других изделий из карельской березы представлены в музеях Москвы и Санкт-Петербурга (см. гл. 2), а также в Швеции, Финляндии, Германии и других странах.

Благодаря своим уникальным декоративным свойствам древесина карельской березы высоко ценится на мировом рынке и продается в отличие от других древесных пород в килограммах, а не в кубических метрах. В Финляндии в середине 60-х годов 20-го века 1 кг узорчатой древесины в сыром виде приравнялся к стоимости 1 кг сахарного песка (Vesterinen, 1957, 1966), что дороже любого другого дерева, известного на Севере. В настоящее время стоимость 1 кг сырой древесины составляет от 3 до 5 евро и выше в зависимости от степени насыщенности рисунка (Martinsson, Vetchinnikova, 1999; Martinsson, 2000; Hynynen et al., 2010) и рыночной конъюнктуры. Древесина карельской березы очень тяжелая, поэтому ствол одного дерева, например, массой 250 кг может оцениваться в 1 тыс.

евро при стоимости 4 евро за кг. По оценке немецких специалистов, карельская береза принадлежит к самым дорогим облицовочным шпонам вообще и является наиболее ценным по качеству шпоном березовых (Scholz, 1960, 1963b). Сейчас, когда первоначальный интерес к искусственно созданным материалам, используемым в быту, заметно снизился, это делает продукцию из карельской березы еще более востребованной.

Существует мнение, что карельская береза – низкорослое растение, имеющее сильно изогнутый ствол. В некоторых случаях это соответствует действительности, но по форме роста, белому цвету коры, морфологическим показателям листовой пластинки и органам генеративной сферы она сходна с березой повислой (*Betula pendula*), разновидностью которой и является. Найти карельскую березу в лесу нелегко. Ее поиск и диагностика требует не только усилий, но и определенных навыков даже у специалистов лесного хозяйства. По сравнению с березой повислой она обычно ниже по высоте, «плакучесть» ветвей почти отсутствует, а кора является более грубой и толстой.

Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым, в частности, относятся утолщения или выпуклости, визуально различимые на поверхности ствола, изредка они бывают и на скелетных ветвях кроны. При этом далеко не всегда величина и количество выпуклостей соответствуют степени выраженности рисунка в текстуре древесины. Существует и другая крайность, когда внешние признаки практически отсутствуют, а на поперечном спиле можно увидеть насыщенную текстуру. При снятии коры, что легко сделать в период активного транспорта ассимилятов (в Карелии это июнь-июль), становятся видимыми признаки, прямо свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине карельской березы. Они обнаруживаются в виде рельефной или ямчатой поверхности с многочисленными эллипсовидными углублениями, несколько вытянутыми вдоль ствола (рис. 2, А). У березы повислой и березы пушистой при снятии коры открывается ровная прямоволокнистая поверхность (рис. 2, Б). На внутренней стороне коры карельской березы в местах образования узорчатой древесины наблюдаются соответствующие форме и размерам ямок

килевидные выступы, полностью отсутствующие у других видов березы. Отдельные участки ровной поверхности на стволе имеются и у типичных узорчатых форм карельской березы, которые обычно обнаруживаются в верхней части ствола и/или на боковых побегах (ветвях).

Анатомический анализ, проведенный многими авторами (Яковлев, 1949; Ruden, 1954; Алексеева, 1962; Барильская, 1978; Любавская, 1978), показывает, что в древесине карельской березы по сравнению с березой повислой имеются отличия в процессе формирования сердцевинных лучей. Увеличение количества последних сопровождается объединением в агрегатные лучи, в которых, как правило, встречаются каменистые клетки (склереидные комплексы). У карельской березы наблюдается интенсивное развитие паренхимы, уменьшение размеров трахеальных элементов и сокращение количества сосудов. В вакуолярной системе клеток древесинной паренхимы отмечена высокая концентрация фенольных соединений.

Установлена определенная зависимость между толщиной коры и наличием рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в 3–4 раза толще по сравнению с обычной

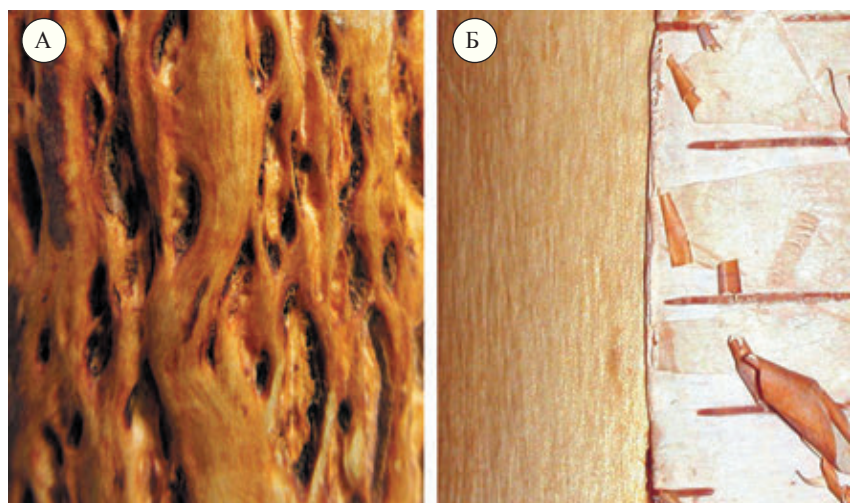


Рис. 2. Поверхность древесины ствола после снятия коры: рельефная – у карельской березы (А) и ровная прямоволокнистая – у березы пушистой (Б)

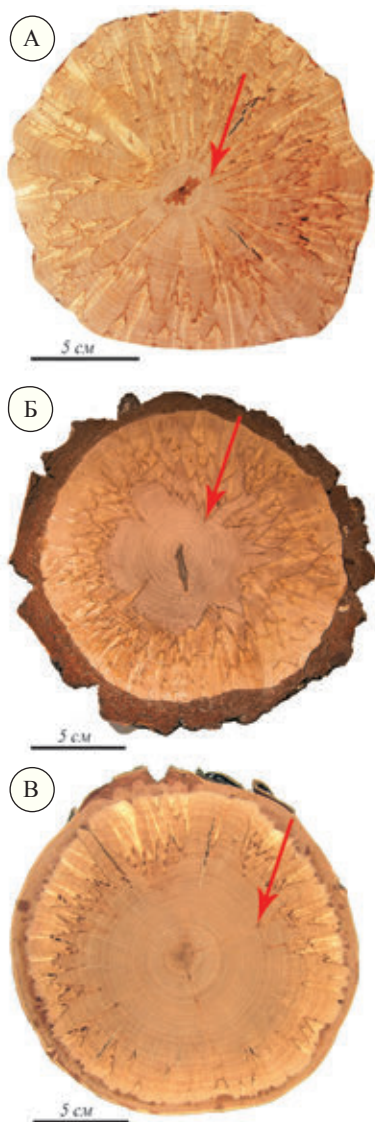


Рис. 3. Начало формирования узорчатого рисунка в древесине карельской березы (указано стрелкой) на 8-й (А), 15-й (Б) и 25-й (В) годы развития

(Соколов, 1950; Ермаков, 1986 и др.). Более мощное развитие коры у карельской березы происходит за счет слоя луба, в котором образуются большие участки паренхимной ткани с утолщенными стенками (типа каменных клеток). Кора у карельской березы появляется в более молодом возрасте по сравнению с березой повислой и наиболее рельефно выступает в местах утолщений ствола и боковых ветвей (Соколов, 1950).

Образование узорчатой текстуры в древесине карельской березы проявляется внешне не сразу, ее косвенные признаки становятся различимыми чаще всего только на 8–10-й год развития растений (рис. 3). Однако у одних они становятся заметными уже в возрасте 3–5 лет (Соколов, 1970; Ruynänen, 1988; Ермаков, 1990; Ветчинникова, 2005; Нунунен et al., 2010 и др.), а у других – только в 20–25 (Сакс, Бандер, 1970, 1971(1972); Соколов, 1970 и др.) и даже в 40 лет (Scholz, 1960). Именно вследствие этого сердцевина древесины карельской березы на поперечном спиле имеет форму многолучевой звездочки (вероятно, поэтому рисунок карельской березы финны часто называют «цветком»).

В семенном потомстве карельской березы как от свободного, так

и от контролируемого опыления наблюдается неповторимая индивидуальная изменчивость растений по текстуре узорчатой древесины и не в меньшей степени внутри ствола конкретного дерева по ее плотности и местоположению. Даже в гибридной семье, полученной в результате скрещивания отобранных заранее растений, в потомстве у одних растений наблюдается высокая плотность рисунка и более или менее равномерное его расположение в древесине (рис. 4, А), а у других текстура может быть редкой и слабо выраженной (рис. 4, Б) или формироваться локально по стволу.

Особо следует сказать о предельном возрасте карельской березы. Согласно литературным данным, жизненный цикл карельская береза совершает приблизительно за 50–60 лет (Ермаков, 1970; Сакс, Бандер, 1975; Mikkela, 1992; Ветчинникова, 2005), тогда как береза повислая – за 120–140 лет. Обследование природных популяций, проведенное нами в последние десятилетия, показало, что на всей территории ареала карельской березы встречаются деревья, возраст которых составляет 100 и более лет (рис. 5, см. гл. 3, рис. 68). Это означает, что ее цикл развития не является столь коротким, как предполагалось ранее.

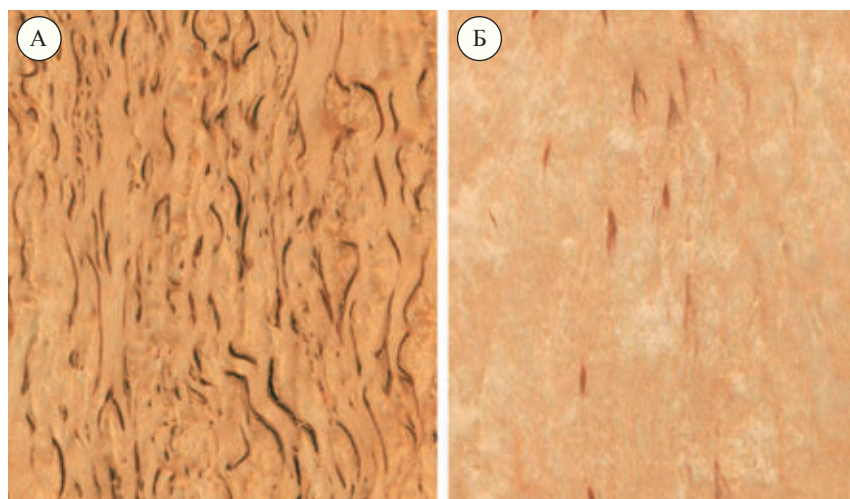


Рис. 4. Различная степень плотности рисунка в древесине карельской березы (шпон): очень плотная (А) и редкая (Б)

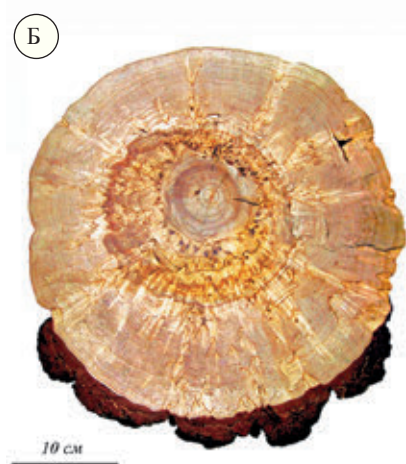


Рис. 5. Внешний вид карельской березы в возрасте 100 лет и более (А), поперечные спилы деревьев в возрасте 60 (Б) и 75 (В) лет

Полиморфизм и внутривидовое разнообразие карельской березы проявляются по целому ряду признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины, а также цвет коры, независимо от условий и места ее произрастания, и отражают индивидуальные особенности деревьев. При этом на всем протяжении ареала главные внешние различия между отдельными деревьями наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола.

Основными древовидными формами роста у карельской березы являются: высокоствольная, короткоствольная, кустообразная (рис. 6). В природных условиях встречаются также и переходные формы, особенно между короткоствольной и высокоствольной. Тем не менее выявление этих форм значительных затруднений, как правило, не вызывает. Имеются гнездовидные древовидные растения, которые являются многоствольными (рис. 7, А). Их происхождение обусловлено развитием порослевых побегов на месте ранее вырубленного или погибшего исходного дерева (см. раздел 3.2.3; рис. 70, А; 71). Число стволов в «гнезде» варьирует от 2 до 8, редко более. Кроме древовидных форм у карельской березы иногда встре-

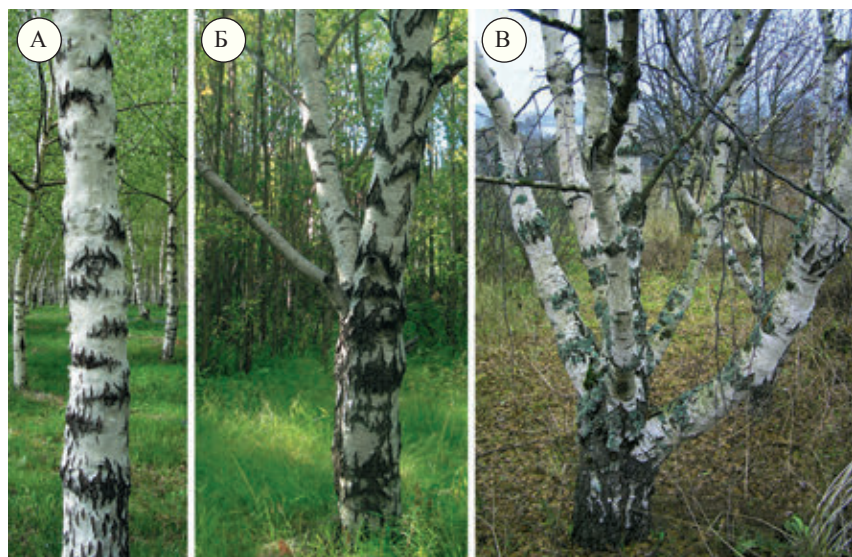


Рис. 6. Основные формы роста карельской березы: высокоствольная (А), короткоствольная (Б), кустообразная (В)

чаются растения кустарниковой и кустовидной форм роста (рис. 7, Б, В), но преимущественно в культурах карельской березы (в природных популяциях большинство из них не обладают репродуктивной способностью и имеют короткий жизненный цикл). В отличие от кустарниковой формы, кустовидные являются многоствольными и не имеют общего ствола в прикорневой части. Древесина таких форм растений часто характеризуется насыщенным равномерным рисунком при небольшом диаметре стволов. Кустарниковая форма может быть темнокорой.

Для изготовления шпона (строганого или лущеного) чаще используют деревья высоко- и короткоствольной формы роста, а для изготовления небольших по размеру сувениров (включая бижутерию) предпочитают кустообразные и кустарниковые формы, у которых при характерном им замедленном вертикальном и радиальном росте обычно происходит формирование более насыщенного и «утонченного» рисунка в древесине.

Обследование природных популяций карельской березы (Ветчинникова, 2005, 2011) показало, что во всех частях ее ареала ведущая

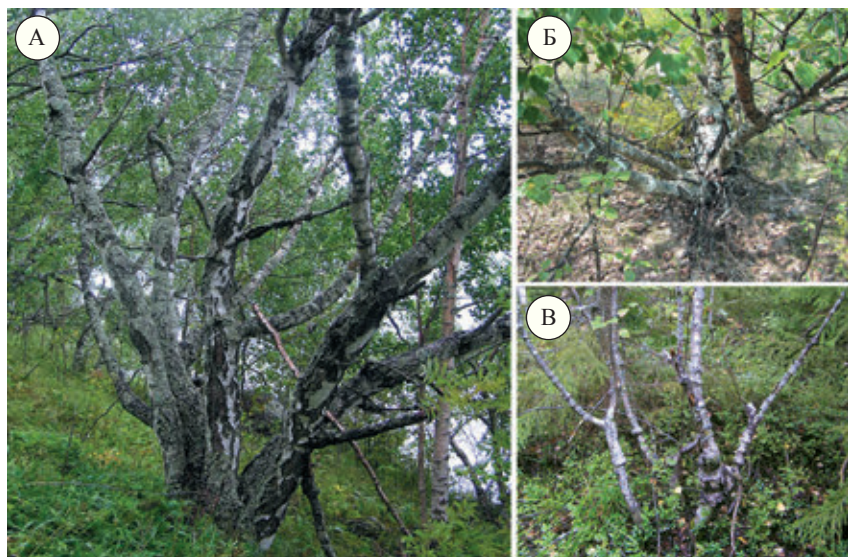
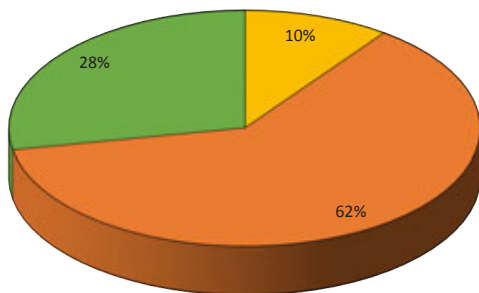


Рис. 7. Редкие формы роста карельской березы: гнездовидная (А), кустарниковая (Б) и кустовидная (В)

роль в формовом составе карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60 %), на долю высокоствольной приходится только 10–15 %, а кустообразная составляет около 25–30 % (рис. 8), причем количество последних возрастает по направлению к южной части ее ареала.

Основными типами поверхности ствола у карельской березы являются: ребристый, мелкобугорчатый и шаровидноутолщенный (рис. 9). Исходя из типа поверхности ствола, достаточно легко определить плотность узорчатого рисунка в древесине. Например, ребристый тип поверхности ствола свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного часто крупноузорчатого рисунка преимущественно в древесине утолщений и относительно слабом



■ Высокоствольная ■ Короткоствольная ■ Кустообразная

Рис. 8. Соотношение деревьев карельской березы разных форм роста в природных популяциях на территории Республики Карелия

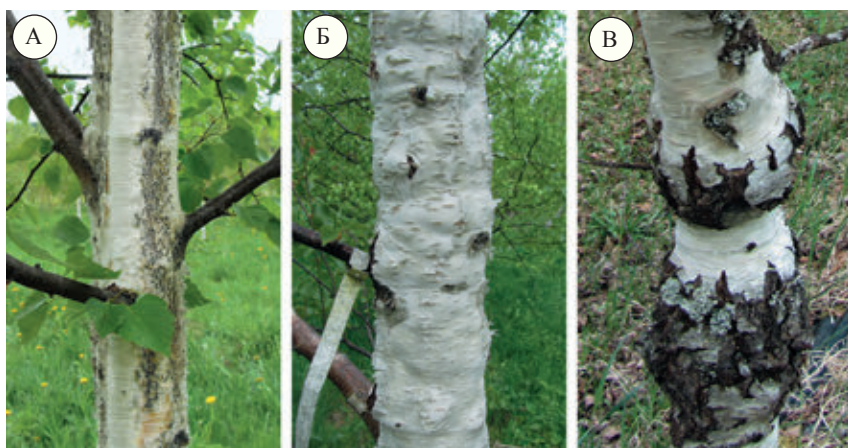


Рис. 9. Типы поверхности ствола карельской березы: ребристый (А), мелкобугорчатый (Б) и шаровидноутолщенный (В)

проявлении или его полном отсутствии в «перехватах». Наиболее равномерное и плотное размещение узорчатой текстуры в древесине карельской березы наблюдается у мелкобугорчатого типа поверхности ствола.

Размножается карельская береза преимущественно семенным способом, однако закрепить в потомстве признаки узорчатой текстуры древесины не просто. По данным разных авторов (Багаев, 1963; Raulo, 1980; Ветчинникова, 2005 и др.), при панмиксии (свободном опылении) вероятность получения в потомстве растений карельской березы с узорчатой древесиной сильно варьирует и составляет от 2–3 (Johnsson, 1951) до 25 %, реже – до 50 % (Larsen, 1940; Heikinheimo, 1951). Вместе с тем потомство, полученное даже от деревьев, обладающих ярко выраженными признаками узорчатой древесины, всегда представлено двумя группами – узорчатыми и безузорчатыми. Соотношение их между собой различно, но максимальное число растений карельской березы с узорчатой древесиной может достигать 90 % (Ruden, 1954; Sarvas, 1966; Любавская, 1971; Ермаков, 1979 и др.). Существование безузорчатого типа карельской березы отрицать нельзя, но визуально отличить его от березы повислой очень трудно. Безошибочно к этому типу можно отнести только растения, целенаправленно полученные в результате контролируемого опыления узорчатых особей карельской березы между собой, хотя внешне и не проявляющие признаки узорчатой текстуры древесины. В дальнейшем при скрещивании таких «безузорчатых» особей в следующих поколениях, по всей вероятности, можно ожидать с какой-то частотой появление «узорчатых» форм. Не исключено также, что и в природных условиях в пределах ареала некоторые особи, внешне похожие на березу повислую, могут иметь в «скрытом» виде признаки «карелистости».

Таким образом, несмотря на широкое распространение представителей рода Береза в Северном полушарии, карельская береза произрастает только в Северной, Восточной и местами Центральной Европе. Она обладает неповторимой узорчатой древесиной, которая передается по наследству. Очевидно, что биологические особенности карельской березы и ее внутривидовое разнообразие позволили ей закрепиться на определенной территории, природно-

климатические условия которой способствовали ее появлению и сохранению. В силу присущих ей свойств карельская береза неизменно привлекает к себе внимание исследователей, однако происхождение, причины и механизмы образования узорчатой древесины и другие вопросы до сих пор продолжают оставаться предметом дискуссий. Вместе с тем длительная и зачастую бесконтрольная эксплуатация карельской березы привела к значительному сокращению ее ресурсов, поставив в целом ряде мест под вопрос само ее существование.

1.2. Происхождение карельской березы

Со времени начала систематического изучения карельской березы исследователи неоднократно высказывали те или иные предположения относительно ее происхождения, а также о возможных причинах и механизмах появления узорчатой древесины. Однако, несмотря на постепенное накопление все новых данных и неоднократные попытки их систематизации, до сих пор отсутствует не только единая точка зрения по этим вопросам, но и достаточно убедительное объяснение, раскрывающее наиболее важные особенности и свойства, присущие карельской березе. При этом самыми спорными по-прежнему остаются вопросы о ее происхождении и о причинах образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы и, как одно из следствий этого, ее таксономический статус.

При рассмотрении эволюции взглядов на природу карельской березы нам представлялось целесообразным отдельно рассматривать вопросы, касающиеся ее происхождения и возможных причин и механизмов, обуславливающих особый тип текстуры древесины. Разумеется, подобное деление носит в определенной степени условный характер и используется прежде всего для удобства изложения. Хотя заметим, что данная ситуация в какой-то мере является отражением тех объективных трудностей, с которыми сталкивается исследователь при работе с таким уникальным биологическим объектом, как карельская береза. Среди причин этого следует назвать высокий полиморфизм и внутривидовое разнообразие, которые характерны не только для карельской березы, но и в целом для рода



Рис. 10. Причины и факторы, описанные в литературе, с действием которых может быть связано появление карельской березы

Betula, являющегося, по известному определению Регеля, «кошмаром ботанических исследований» (Regel, 1865; Natho, 1964; Цвелев, 2003, устное сообщение).

За многие годы изучения во взглядах на происхождение карельской березы сформировались и утвердились два разных подхода (рис. 10). С позиции одного из них, наличие узорчатой текстуры в древесине карельской березы объясняется следствием патологических процессов, наблюдаемых в определенных условиях ее произрастания под влиянием внешних факторов биотической или абиотической природы. Согласно другой точке зрения, более широко распространенной в настоящее время, существование карельской березы связано с действием генетических факторов. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты многочисленных опытов по внутри- и межвидовой гибридизации и интродукции карельской березы, отражающие наследственный характер ее отличительных признаков. Особенности узорчатой древесины полностью сохраняются у растений при их вегетативном размножении (Соколов, 1950; Багаев С. Н., 1987) как путем прививки побегов (Любавская, 1972; Евдокимов, Савельев, 1991) или тканей коры (Ермаков и др., 1991), так и при клональном микроразмножении (Mikkela, 1992; Viherä-Aarnio, Ruynänen, 1995; Kosonen et al., 2004; Ветчинникова, 2005) (см. гл. 5).

Рассмотрим более подробно существующие точки зрения на происхождение карельской березы, при этом будем придерживаться главным образом хронологической последовательности их появления, с тем чтобы в какой-то мере отразить эволюцию взглядов и представлений по данному вопросу.

1.2.1. Влияние факторов биотической и абиотической природы

Первоначально среди исследователей карельской березы доминировала точка зрения о ее «патологическом» происхождении (рис. 10). Сторонники этого подхода рассматривают появление карельской березы как следствие воздействия тех или иных факторов биотической или абиотической природы.

«Инфекционная» гипотеза. Сторонники инфекционного характера происхождения карельской березы считают, что она появилась в результате аномального развития обычной березы, обусловленного действием факторов биотической природы (Hintikka, 1916; Vailionis, 1935; Яковлев, 1949; Atanasoff, 1967; Дрейман, 1975; Сакс, Бандер, 1975; Коровин и др., 2003 и др.). По мнению авторов, причиной подобных изменений могли быть бактерии, вирусы и т. п.

Однако в конечном итоге данная точка зрения не получила понастоящему широкого распространения, поскольку не были обнаружены предполагаемые патогены. Более того, гипотеза об инфекционном происхождении карельской березы была расценена рядом исследователей как несостоятельная уже в 20-х годах прошлого столетия, когда финский исследователь Хинтиikka (Hintikka, 1922) показал, что узорчатая текстура древесины достаточно устойчиво передается потомству при семенном размножении. В дальнейшем выращивание карельской березы как в Финляндии (Heikinheimo, 1951), так и в России (Соколов, 1950) подтвердило наследственный характер проявления данного признака.

Некоторые сторонники инфекционной гипотезы (Сакс, Бандер, 1974а, 1975), отрицая генетическое происхождение карельской березы, указывали на факт существования в природных условиях растений карельской березы, обладающих морфологическими признаками, характерными для березы пушистой. По их мнению, в семенном потомстве карельской березы такого быть не может, поскольку она является формой березы повислой. Тем не менее и теперь гипотезу инфекционного (патогенного) происхождения карельской березы довольно часто упоминают, и мы еще раз вернемся к ней при рассмотрении причин и механизмов возникновения узорчатой текстуры древесины.

«Патологическая» гипотеза. Сторонники патологического происхождения карельской березы (Бородин, 1902; Филиппов, 1926 и др.) причиной ее появления считают абиотические факторы внешней среды (не связанные непосредственно с происхождением и эволюцией берез), такие, как пониженная температура воздуха и/или почвы, радиация, особый состав почвы и т. д., в результате воздействия которых могла сформироваться узорчатая текстура в древесине.

Высказывая свои суждения относительно вероятных причин появления в природе карельской березы, некоторые авторы отождествляли ее с древесными растениями, обладающими способностью формировать наплывы на стволах, сучьях, корнях (рис. 11, А) в виде капов (Даль, 1880, 2001; Жуковский, 1949 и др.), и отмечали, что образование в них узорчатой древесины является морфо-физиологической особенностью, возникшей под влиянием неблагоприятных условий внешней среды. Однако в дальнейшем многочисленными исследованиями (Ермаков, 1986; Козьмин, 1988; Ермаков и др., 1991; Коровин и др., 2003 и др.) были установлены принципиальные различия между этими явлениями (капообразование и феномен «карельская береза»), которые базировались, с одной стороны, на причинах, обуславливающих появление узорчатой древесины, а с

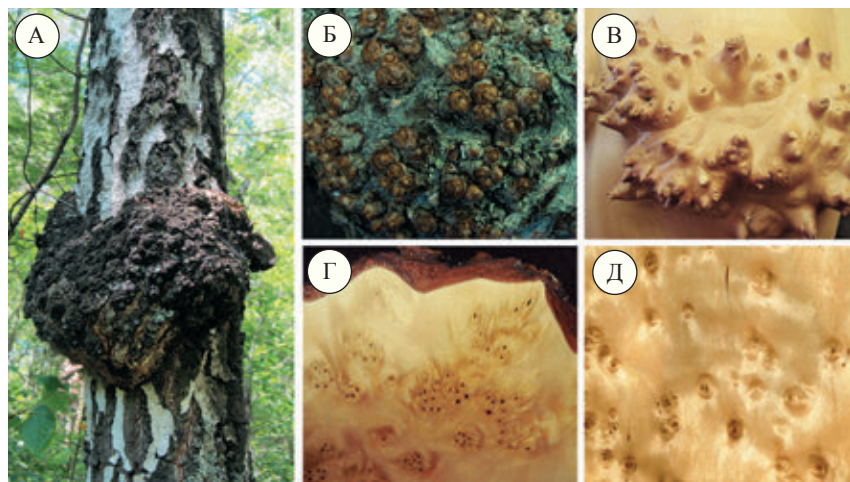


Рис. 11. Береза повислая с капом на стволе (А). Кап: внешний вид (Б), под снятой корой (В), на поперечном спиле (Г), на шпоне (Д)

другой – на особенностях рисунка ее текстуры. Так, при капообразовании формирование узорчатой текстуры древесины происходит в виде «глазков» (рис. 11, Г, Д), причиной появления которых является скопление спящих почек (рис. 11, Б, В). Возникновение сближенной группы спящих почек с одновременным увеличением радиального прироста древесины в зоне их возникновения связано с локальным нарушением регуляции ростовых процессов (Коровин, Щербинина, 2000). Подобное скопление почек носит, как установлено, адаптивный характер, а их количество определяет размеры капа: от нескольких сантиметров до нескольких метров в разрезе (Коропачинский, 1970; Козьмин, 1992; Коровин и др., 2003). Увеличение линейных размеров спящих почек обусловлено ежегодным формированием в них 2–3 листовых зачатков. Часть более старых листовых зачатков при этом опробковевает (Лихачев, 1959). Как показано, процесс образования спящих почек на стволах деревьев резко стимулируется в результате обрезки кроны независимо от видовой принадлежности растений и места их произрастания (рис. 12). При этом именно

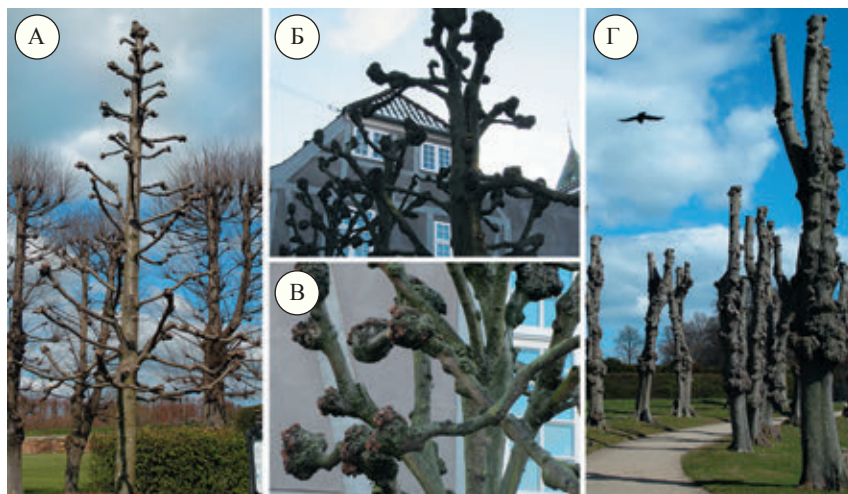


Рис. 12. Примеры стимулирующего влияния систематической обрезки кроны на формирование капов на осевых побегах представителей сем. Березовые – бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) (А–В) и граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.) (Г) в городских посадках (г. Эльсинор, г. Хилерёд, Дания)

спящие почки обеспечивают дальнейшее формирование побегов и листовой поверхности. Более того, при обрезке кроны изменяется гормональный обмен растений, а факторы, приводящие к сдвигу гормонального баланса в сторону увеличения цитокинина (удаление листьев), усиливают женскую сексуализацию (Полевой, 1989), обеспечивающую увеличение репродуктивной способности растений.

Необходимо заметить, что капообразование можно обнаружить у березы на всем протяжении ее ареала, и оно характерно для большинства представителей рода *Betula* (в условиях Фенноскандии – преимущественно у березы пушистой), а также для многих других пород семейства Березовые (бук, граб и др.), используемых, например, при озеленении городов (рис. 12, 13). В отличие от этого в природных условиях способность березы к образованию узорчатого рисунка по типу, соответствующему феномену «карельская береза», проявляется у деревьев, произрастающих исключительно на территории Европы.

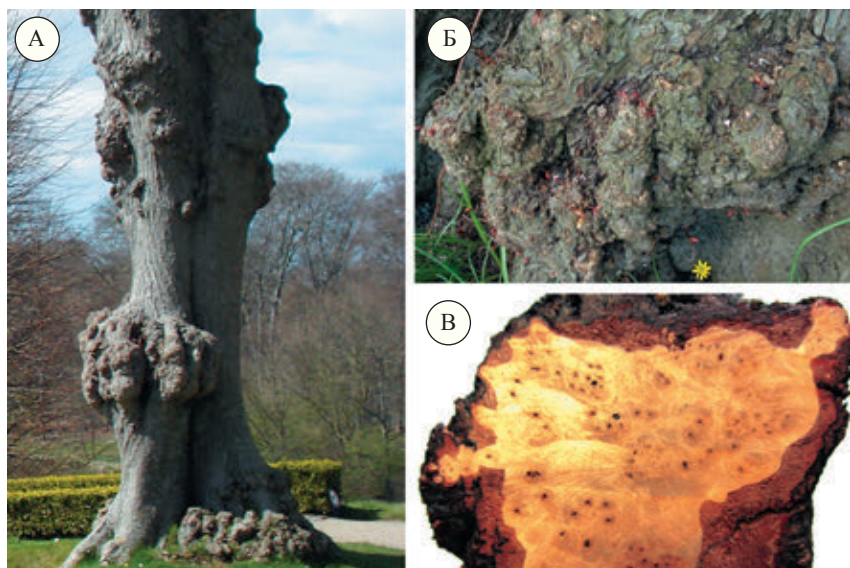


Рис. 13. Внешний вид граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.) (сем. Березовые) с многочисленными капами на стволе (А) и у корневой шейки (Б). На поперечном спиле (В) видны скопления спящих почек (г. Хилерёд, Дания)

У многих древесных пород на стволах или ветвях часто встречается другой шарообразный наплыв – сузель, развитие которого не связано с развитием спящих почек, вследствие этого древесина под снятой корой гладкая без наличия темно-коричневых включений, свойственных капу (рис. 14).

Не так давно появилось предположение о влиянии «градиента низкотемпературного стресса», определяющего границы распространения карельской березы (Новицкая, Гамалей, 2004). По мнению авторов, подавление ксилемно-флоэмного транспорта и, соответственно, снижение скорости роста и развития растений происходит параллельно с усиливающимся дефицитом тепла, влаги или минерального питания. Тогда с усилением тенденции глобального потепления климата, наблюдаемого в последние десятилетия, логично было бы ожидать увеличение количества деревьев карельской березы на северной границе ее ареала. Однако, например, в Карелии пока наблюдается обратное явление: ресурсы карельской березы в

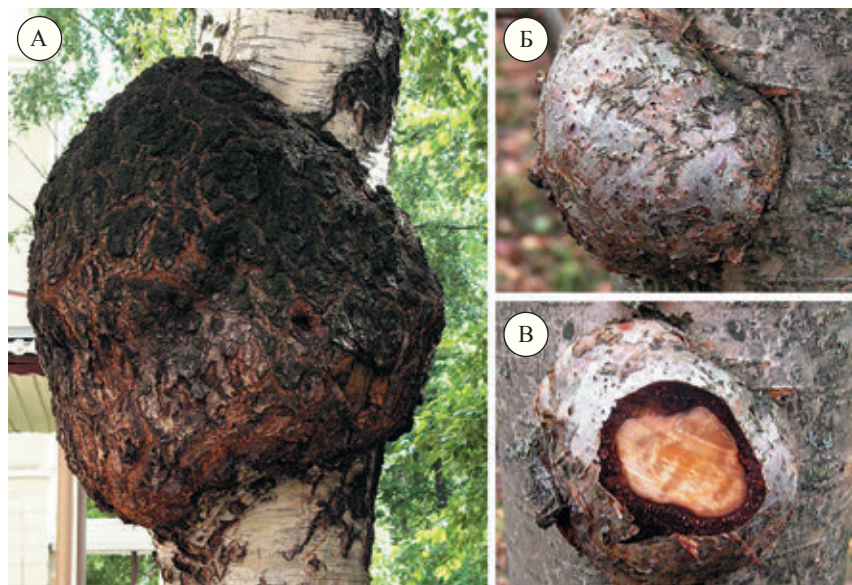


Рис. 14. Сузель на стволе березы повислой (А) и березы пушистой (Б). Волнистая древесина под снятой корой (В) без темно-коричневых включений

природных популяциях заметно сокращаются, а их естественное возобновление практически не происходит.

Следует сказать, что результаты работ, осуществляемых по интродукции карельской березы, также опровергают предположения о зависимости индукции процесса образования узорчатой древесины от состава почвы, температуры или других внешних факторов. Так, разведение карельской березы, проведенное во второй половине 20-го века в различных регионах Советского Союза от Мурманской области (см. гл. 2; рис. 45; табл. 5) до Сибири и Узбекистана (Яскина, 1972; Александрова, Кузнецова, 1975; Евдокимов, 1982, 1983 и др.), где природно-климатические и эдафические условия сильно отличались от тех, в которых она произрастает в природе, показало, что и за пределами своего ареала она сохраняет присущие ей особенности. Поэтому проявление узорчатой текстуры в древесине при интродукции служит аргументом против точки зрения о влиянии «особых условий» на появление карельской березы. Добавим, что, учитывая ее биологические особенности, очевидно, не следует ожидать активного расселения карельской березы в результате семенного размножения путем свободного опыления на новых для нее территориях.

Способность же карельской березы произрастать на каменистых почвах и в других местах, менее благоприятных для других древесных пород, скорее, объясняется ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш с освещенностью, достаточной для ее роста и развития. Не случайно существует явно выраженная взаимосвязь между уровнем освещенности и процессом формирования узорчатой текстуры древесины: при недостатке света рисунок в древесине карельской березы может сформироваться односторонним (рис. 15, А), а в ряде случаев отсутствовать вообще или по мере затенения постепенно прекращать свое развитие (рис. 15, Б). Очевидно поэтому некоторые исследователи связывали появление узорчатой текстуры в древесине карельской березы с влиянием светового фактора. Например, согласно точке зрения, высказанной А. И. Толстопятенко (1971), карельская береза образовалась вследствие аномального процесса, возникающего в результате фотохимической реакции восстановления трехвалентного железа до

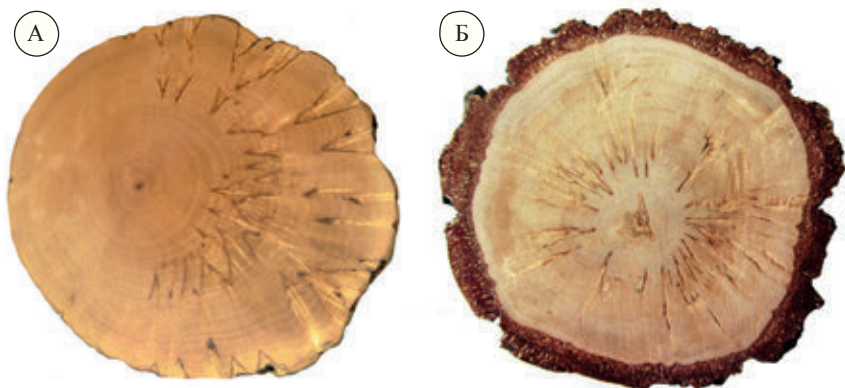


Рис. 15. Примеры одностороннего формирования (А) или ослабления интенсивности развития (Б) узорчатой текстуры в древесине ствола карельской березы, обусловленные разными световыми условиями или плотностью насаждения. Поперечные спилы

двухвалентного в анионе щавелевожелезной комплексной соли, которая выпадает в виде кристаллов, нанося микропоранения тканям ствола карельской березы и вызывая тем самым образование узорчатой текстуры. Однако специальные исследования и эксперименты в этом направлении пока не проводились.

Наряду с результатами работ по интродукции, еще одним аргументом против «патологического» и/или «инфекционного» происхождения карельской березы является то, что до сих пор отсутствуют убедительные доказательства, подтверждающие способность тех или иных факторов абиотической (температура, состав почвы, радиация и т. п.) или биотической (бактерии, вирусы и т. п.) природы вызывать у березы повислой (не имеющей генетической предрасположенности к формированию узорчатой текстуры) образование древесины, характерной для карельской березы.

Таким образом, возникшие на ранних этапах изучения карельской березы предположения о ее «инфекционном» или «патологическом» происхождении спустя многие годы так и не получили достаточно убедительных научных подтверждений и сегодня интересны, скорее, уже с исторической точки зрения.

1.2.2. Влияние генетических факторов

Мутационная гипотеза. Некоторые авторы (Евдокимов, 1994; Сакс, Бандер, 1974а и др.) допускают возможность мутационного происхождения карельской березы (рис. 10), не указывая, однако, при этом, о каких мутациях идет речь: геномных, хромосомных, генных и т. д. Вместе с тем при обработке растений колхицином, в результате которой обычно происходит изменение числа хромосом, Валанне (Valanne, 1972) отмечал в отдельных случаях развитие узорчатости в древесине обычной березы. В более ранних экспериментах, направленных на искусственное получение мутантов у березы с помощью рентгеновских лучей, γ -лучей, а также химических мутагенов, частота появления мутантов составляла менее 10^{-3} (Никитин, 1934а, б). Практическое значение таких мутантов, так же как и индуцируемых полиплоидов, невелико (Соколов, 1958а, б; Mejnartowicz, 1979), и рассчитывать на достижение значительного прогресса в разведении лесных древесных растений с помощью способов и методов, вызывающих изменения в их геномах, очевидно, нельзя.

В литературе имеются сведения о том, что в потомстве березы повислой при ее совместном произрастании с березой пушистой сравнительно часто наблюдается появление измененных кариотипов (Голикова, 1986). Например, по данным Т. П. Голиковой (1986), доля анеу- и полиплоидов может достигать 12,3 %, а миксоплоидов – около 41 %, в то время как в насаждениях с преобладанием березы повислой на эти группы приходилось немногим более 10 %. В потомстве карельской березы доминировали особи с диплоидным набором хромосом, который равняется 28 и соответствует березе повислой. У значительной его части отмечена анеу- и миксоплоидия (Козьмин, Буторина, 1985; Исаков, 2000). Биологическая роль и причины данного явления пока не установлены. Возможно, это связано с панмиксией, когда в результате свободного опыления особей внутри- или между видами происходит случайное слияние разных типов гамет.

Не была доказана и связь между происхождением карельской березы и мутагенным воздействием газа радона, высказанная рядом авторов (Куликова и др., 2006; Болондинский и др., 2011; Болондин-



Рис. 16. «Ведьмины метлы» в кроне и на стволе березы пушистой (дендрарий г. Хорсхольма, Дания)

ский, Белашев, 2012), хотя нередко формирование аномальных образований в виде наплывов на стволе или «ведьминых метел», например, у сосны, совпадает с разломами земной коры, вдоль которых зафиксированы выходы радона (Коровин и др., 2000; Курносов, 2000). В то же время известно, что «ведьмины метлы» представляют собой тип аномального ветвления, образуемого вследствие поражения растений определенными видами грибов или вирусов (рис. 16).

Рекомбинационная гипотеза. Как известно, значительная часть наследственной изменчивости у многих видов связана с рекомбинацией генетического материала (рис. 10). Рекомбинации могут происходить путем смешения хромосом в мейозе, слияния случайных гамет при оплодотворении, в результате обмена частями между гомологичными хромосомами и т. д.

Согласно предположению В. И. Ермакова (1986, 1990), первотолчком к структурной модификации вторичного проводящего цилиндра у родительских форм карельской березы, которая привела к образованию узорчатой древесины в далеком прошлом, могла стать реком-

бинация или перераспределение генетического материала в митотически делящихся клетках. По мнению автора, индукция структурных изменений в стволе могла произойти в верхушечных почках побегов главных или замещающих их боковых скелетных осей растения. Потомки благодаря рекомбинации приобрели в процессе развития широкую генетически обусловленную норму реакции, в пределах которой и проявляется структурная мозаика признаков ствола.

По-видимому, полностью исключать роль мутаций и рекомбинаций в проявлении внутри- и межвидового разнообразия березы нельзя. Однако при наличии у карельской березы фрагментированного ареала довольно трудно представить, чтобы рекомбинации или мутации были столь многочисленными, наблюдались одновременно и закрепились в потомстве у растений, произрастающих на значительном удалении друг от друга и в различных природно-климатических условиях. Более вероятно, на наш взгляд, мутационное происхождение в случае появления в условиях Восточной Фенноскандии

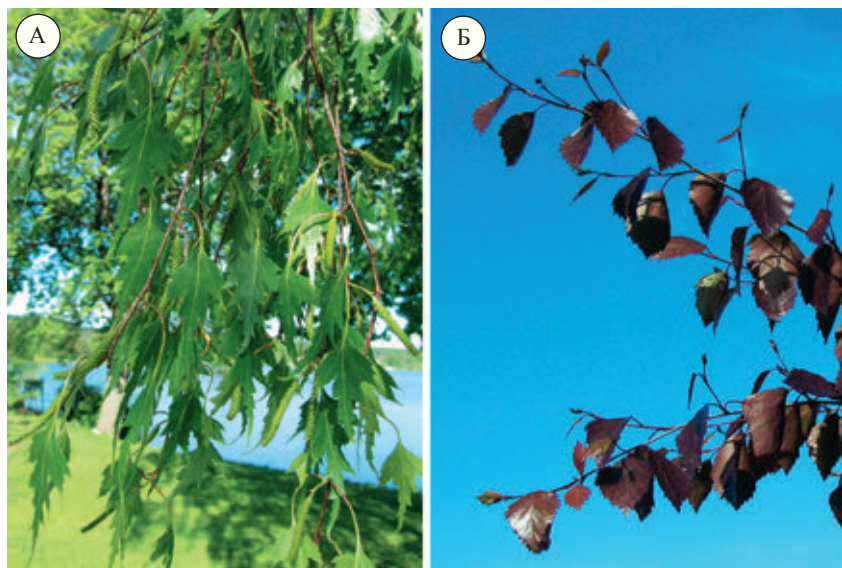


Рис. 17. Примеры изменения листовой пластинки в результате мутаций: рассеченная форма у далекарлийской березы (А), особая расцветка у краснолистной березы (Б, фото О. Б. Гонтарь), возникших в условиях Восточной Фенноскандии

дии других редких представителей рода *Betula*, например, далекарлийской березы (*B. pendula* Roth f. *dalecarlica* (L. f.) Schneid) (рис. 17, А) и краснолистной березы (*B. pendula* Roth f. *purpurea* (André) Schneid) (рис. 17, Б), обладающих декоративной формой или особой расцветкой листовой пластинки. Как известно, у растений чаще встречаются генные мутации, приводящие к изменению одного или нескольких признаков. В частности, краснолистные разновидности древесных растений возникают, по-видимому, в результате изменения в генах, контролирующих синтез ферментов, с деятельностью которых связано повышенное образование одного из антоциановых компонентов – пеонидина (Семкина, 1975). Антоциан в силу присущих ему физических свойств задерживает общий поток света, обуславливая снижение интенсивности фотосинтеза у таких растений и их отставание в росте. Поэтому пурпурнолистные мутации в природных условиях постепенно элиминируются, но в результате вегетативного размножения хорошо сохраняются в культуре.

Эколого-генетическая гипотеза (на основе гибридизации) (рис. 10). Согласно эколого-генетической гипотезе (Ветчинникова, 2003, 2005), происхождение карельской березы носит вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями ее произрастания, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и с генетическими особенностями пыльцы, участвующей в опылении. В силу этого ареал карельской березы является прерывистым и фрагментированным. Данная гипотеза сформулирована на основании многолетних исследований морфо-физиологических, биохимических, экологических и селекционно-генетических особенностей основных видов и разновидностей березы, определяющих возможности их произрастания в условиях Восточной Финноскандии. Такое комплексное изучение природы карельской березы стало возможным благодаря наличию искусственных насаждений карельской березы в виде участков семенного происхождения (заложены в 1957–1959 и в 2007–2009 гг.), участков испытания гибридных семей и клонов (от контролируемого опыления и путем прививки – созданы в 1964–1978 гг., путем клонального микроразмножения – в 1993, 2009–2013 гг.), расположенных на территории Агробиологической станции Института био-

логии Карельского научного центра РАН (общей площадью около 8 га), а также природных популяций и культур, находящихся как в границах ее ареала (Россия (Республика Карелия), Финляндия, Швеция, Дания, Республика Беларусь), так и в местах интродукции (Россия, Мурманская область, Башкортостан).

Основными факторами, предопределившими когда-то появление карельской березы, следует считать, с одной стороны, совместное произрастание березы повислой и березой пушистой (или их форм и гибридов) в условиях северо-запада Европы, а с другой стороны – особенности погодных условий, которые в отдельные годы устраняли фенологическую изоляцию, обычно существующую между этими двумя видами, и способствовали синхронизации их цветения (Ветчинникова, 2004а, б). По всей вероятности, именно в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой (или их форм и гибридов), а также благодаря их высокой генетической полиморфности и стало возможным появление карельской березы.

По внешним признакам (морфологическое строение побегов, форма кроны и т. д.), а также по эдафическим условиям в местах произрастания, как было отмечено выше, карельская береза проявляет большое сходство с березой повислой. Вероятно, поэтому многие специалисты (Соколов, 1950, 1959; Ruden, 1954; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989 и др.) считают карельскую березу разновидностью березы повислой.

С другой стороны, целый ряд авторов (Hintikka, 1922; Пономарев, 1933; Sarvas, 1966; Любавская, 1978; Маевский, 2006 и др.) указывают на сходство карельской березы с березой пушистой. Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольной до короткоствольной и кустообразной. Преимущественно у березы пушистой отмечено наличие капов (рис. 11), сувелей (рис. 14), «ведьминых мётел» (рис. 16), а также быстрое сужение ствола, сильное разветвление и ослабленный прирост, извилистость ствола и ветвей, опушенность побегов и листьев в первые годы развития растений. Эти признаки отмечают и у карельской березы.

Карельская береза обычно произрастает совместно с березой повислой и березой пушистой в Карелии (Соколов, 1970; Ермаков,

1986; Ветчинникова, Ветчинникова, 2005), Ленинградской (Соколов, 1970), Костромской (Багаев, 1963), Смоленской областях (Грушенко, Меренков, 1988, устное сообщение), а также в Латвии (Сакс, Бандер, 1973). Финские исследователи неоднократно отмечали, что при посеве семян карельской березы обнаруживается и береза пушистая (Sarvas, 1966). С. Н. Багаев (1963) описывал такого рода растения карельской березы как «карельская береза пушистая». У карельской березы, так же как у березы пушистой, листья несколько более «кожистые» и осенью имеют ржаво-грязную окраску (Ермаков, 1975а, б). Кроме того, у карельской березы, как и у березы пушистой, все фазы цветения проходят при более высоких (почти в 2 раза) суммах положительных температур, чем у березы повислой (Николаева, Новицкая, 2006).

Приведенные факты и наблюдения свидетельствуют о существовании определенного генетического родства между березой пушистой и карельской березой. В дальнейшем на основании многолетних опытов по контролируемому опылению березы повислой, карельской березы и березы пушистой, проведенных в Институте леса КарНЦ РАН, было сделано заключение о том, что на территории Фенноскандии в природных условиях может происходить межвидовая гибридизация (Ермаков, 1986; Ветчинникова, 2004б), причем несмотря на различие этих берез по числу хромосом. Как уже отмечалось, это связано с тем, что в северо-западной части Европы береза повислая и береза пушистая часто произрастают совместно. Кроме того, выявлена широко проявляющаяся в природе индивидуальная и метамерная изменчивость берез по продолжительности (до 7 дней) цветения женских цветков и сохранению их рыльцами способности к восприятию пыльцы (Ермаков, 1975а, 1986 и др.). Отмеченные особенности могут способствовать естественной гибридизации березы повислой с березой пушистой (а также гибридов между ними и их потомков), и в отдельные годы при особом сочетании погодных условий для прохождения фаз цветения в весенний период может отсутствовать фенологическая изоляция этих видов, наблюдаемая в обычные годы. Подобное явление – межвидовое скрещивание берез – неоднократно отмечалось ранее и другими авторами (рис. 18) (Пономарев, 1933; Natho, 1959; Clausen, 1963;

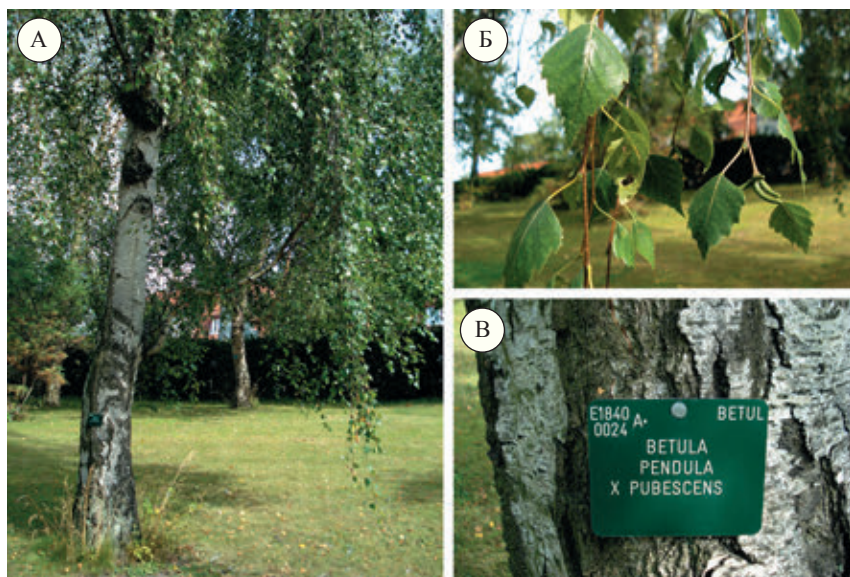


Рис. 18. Внешний вид (А) и форма листовой пластинки (Б) березы, полученной от скрещивания березы повислой с березой пушистой (Ботанический сад, г. Копенгаген, Дания)

Пичугина, 1971, 1972; Чубанов, 1972; Ермаков, 1975а; Gardiner, 1984; Побирушко, 1992а, б; Flora Nordica, 2000; Исаков, 2000; Цвелев, 2002 и др.).

Изучение морфо-физиологических признаков у побегов в гибридном потомстве березы первого поколения, проведенное нами (Ветчинникова, 2003, 2005), показало, что они не являются инвариантными, а изменяются в довольно широких пределах, зависящих от природно-климатических условий и видовой принадлежности растений. Из множества признаков нами исследованы наиболее характерные для березы повислой и березы пушистой, которые принято считать видовыми или таксономическими (Natho, 1959; Ермаков, 1975а, 1986). Исследования показали, что гибридное потомство, полученное в результате внутри- и межвидового скрещивания, независимо от года исследования, по величине гибридного индекса оказалось сосредоточенным в интервале значений данного показателя от 13 до 59 (рис. 19). Существенно, что ни в одной гибридной семье,

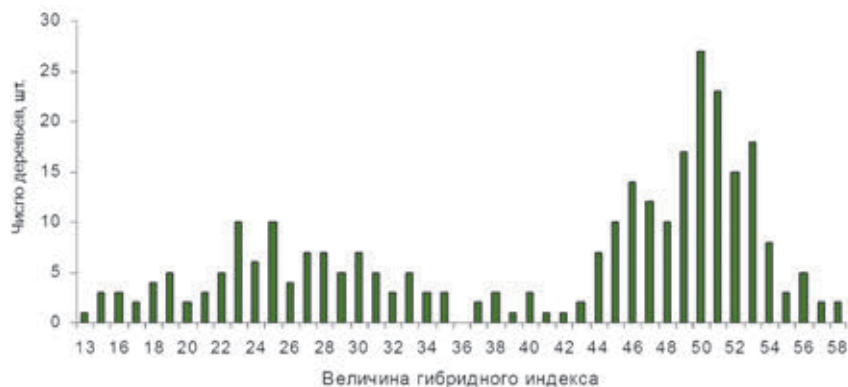


Рис. 19. Распределение семенного потомства березы по величине гибридного индекса на 30-й год развития

произрастающей в условиях Карелии, не было обнаружено растений, которые по всем 16 рассмотренным признакам имели бы показатель 0 (типичный для березы пушистой) или 64 (типичный для березы повислой). Изученные растения отличаются полиморфизмом, и кривая их распределения имеет две вершины: одна из них в большей степени соответствует березе пушистой (с величиной гибридного индекса от 23 до 31), другая – березе повислой (51–54).

В центральной части диаграммы, где величина гибридного индекса варьирует от 32 до 50, располагаются растения, у которых обнаруживается «смешанный» тип проявления морфо-физиологических признаков побегов, не характерный ни для березы повислой, ни для березы пушистой.

Экспериментально проведенные нами внутри- и межвидовое скрещивания показали, что гибридизация основных видов рода *Betula* возможна, а среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствуют видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой. Наблюдаемая амплитуда изменчивости свидетельствует о наличии большого числа гибридных растений (около 30 %), у которых фенотипически проявляются признаки обоих видов. Причем направленность этих изменений в значительной степени зависит от варианта скрещивания.

В этих же исследованиях подтверждена возможность межвидового скрещивания карельской березы и березы пушистой между собой. Например, по результатам гибридизации березы пушистой (♀) с карельской березой (♂) получены фертильные семена (Ермаков, 1986). Однако в этом варианте скрещивания проявляется доминирующее наследование по материнской линии: среди потомства отсутствовали особи с узорчатой текстурой древесины, и только через 30 лет развития у отдельных гибридов появились признаки ребристости ствола. При обратном скрещивании (♀ карельская береза × ♂ береза пушистая) в потомстве получены растения с узорчатой текстурой древесины, причем их число достигало 37 % и выше, что, очевидно, также обусловлено наследованием по материнской линии. Возможность влияния генетических особенностей пыльцы на развитие узорчатой текстуры древесины подтверждается результатами опытов по гибридизации далекарлийской березы (обычная текстура древесины) с карельской березой (Ермаков, 1990; Ветчинникова, 2004а), когда к 10 годам у трех гибридных растений из 15 изученных появились ярко выраженные признаки узорчатой текстуры древесины, свойственные отцовскому растению – карельской березе, а декоративная резная форма листовой пластинки, характерная для далекарлийской березы (рис. 17, А), не была отмечена ни у одного из растений. Эти опыты, кроме того, подтвердили, что декоративная форма листовой пластинки у далекарлийской березы не наследуется.

Сказанное означает, что в условиях Фенноскандии особенности роста и развития представителей рода *Betula* определяются как природно-климатическими факторами, так и наличием возможности для межвидовой гибридизации, в результате которой могут происходить количественные и качественные изменения ряда морфо-физиологических признаков (Ветчинникова, 2004а). Некоторые изменения, возникшие в процессе эволюции видов, закрепились генетически и наследуются. Так, вероятно, в условиях Фенноскандии выделились карельская береза и ледяная береза (Ice birch, Eisbirke) (Ветчинникова, 2005). Ледяная береза по наличию утолщений (выпуклостей) на поверхности ствола (рис. 20, А) и извилистости древесных волокон похожа на карельскую березу (рис. 20, Б), но не имеет (рис. 20, Г) характерных для последней (рис. 20, Д) темно-ко-

ричевых включений в древесине. Визуально характер утолщений на стволе ледяной березы напоминает кольца высотой 5–10 см, уложенные друг на друга. Свое название эта береза получила благодаря перламутровому или «ледяному» оттенку древесины (рис. 20, Г), который в значительной степени отличает ее и от березы повислой (рис. 20, В, Е). Описанная форма не получила пока официального таксономического статуса. В условиях Северной Европы в природных популяциях и в искусственно созданных насаждениях ледяная береза обычно сопутствует карельской березе (Lindquist, 1954). Видимо, поэтому, согласно финской классификации (Saarnio, 1976), ледяная береза считается одной из форм карельской березы.

Интересна точка зрения Н. И. Орловой (1952, 1956), согласно которой на формирование северных видов растений оказали влияние своеобразные условия, которые существовали на территории Фен-

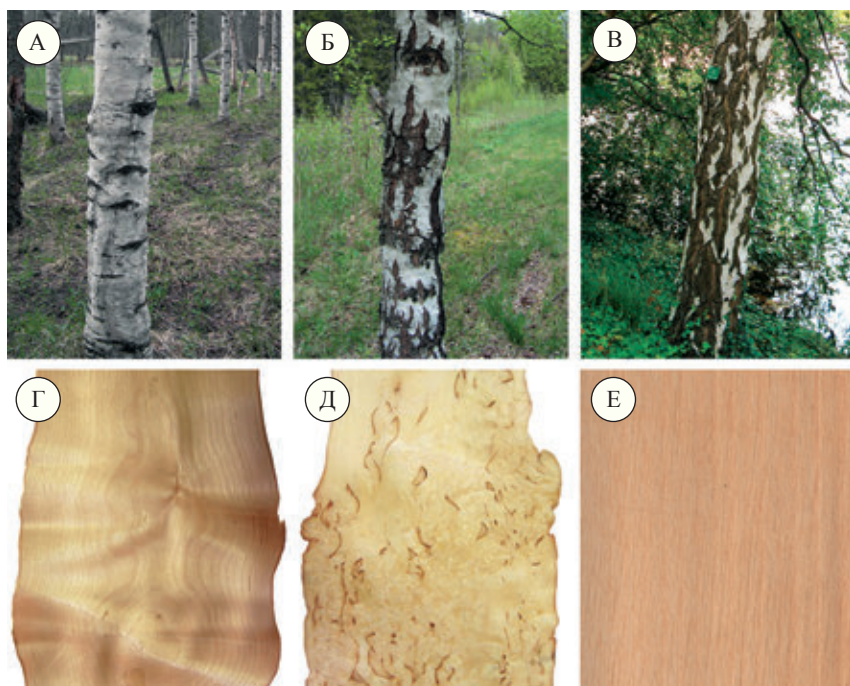


Рис. 20. Внешний вид и текстура древесины (шпон) ледяной березы (А, Г), карельской березы (Б, Д) и березы повислой (В, Е)

носкандии в ледниковый и послеледниковый период (опускание и поднятие суши, трансгрессии и регрессии моря, резкие изменения климатических условий). Те растения, которые были в состоянии изменить свое строение и жизненные функции, сохранились в рефугиумах, и некоторые из них дали начало новым видам (Орлова, 1952; Vaarama et al., 1973). Среди наиболее древних элементов древесной флоры, исходные формы которых проникли на Кольский полуостров в одну из межледниковых эпох из более южных широт Европы, пережили оледенение в рефугиумах Скандинавии или Кольского полуострова и поэтому представляют собой реликты ледникового времени, авторы указывают березу извилистую (*Betula tortuosa* Ledeb.). Береза повислая, по мнению Н. И. Орловой (1952), является послеледниковым мигрантом. Отсюда, как полагает автор, следует, что состав древесной флоры Фенноскандии сложился в послеледниковое время после окончательного освобождения поверхности от ледникового покрова последнего оледенения и связан с колебаниями климата в этот период, обусловившими исчезновение одних видов и сохранение других.

В силу приуроченности ареала карельской березы к региону, где наблюдался активный сход ледников и многократное чередование временных отрезков очень холодного климата с более теплым, в 60-е годы прошлого века возникло предположение о том, что она может быть реликтом. Основываясь на этом, многие специалисты, изучавшие карельскую березу (Яблоков, 1962; Багаев, 1965; Любавская, 1978; Ермаков, 1986, 1990; Барсукова, 1995 и др.), рассматривали ее как наследственную разновидность (форму) березы повислой, эволюционно возникшую и сложившуюся в условиях ограниченного ареала. Поэтому Н. О. Соколов (1957), а затем А. Я. Любавская (1975) предлагали пересмотреть систематическое положение карельской березы и выделить ее в самостоятельный вид, допуская, что карельская береза выступает замещающим видом березы повислой (Любавская, 1978). По мнению В. И. Ермакова (1986), береза повислая и береза пушистая, наоборот, являются видами, замещающими в эволюционном развитии карельскую березу. Однако до сих пор отсутствуют веские доказательства, подтверждающие или опровергающие эти точки зрения. Не исключено, что

карельская береза действительно могла стать замещающим видом березы повислой, однако длительная неконтролируемая эксплуатация человеком привела ее на грань исчезновения.

Ареал березы пушистой, обладающей большей пластичностью по сравнению с березой повислой, как известно, простирается дальше на Север. Вместе с тем, встречаясь на территории Карелии повсеместно, береза пушистая местами в Кемском, Выгозерском, Имандровском и Топозерском флористических районах (Раменская, 1983) сменяется викарными (родственными ей) видами. На Кольском полуострове береза пушистая полностью замещается (Ветчинникова, 2004б, 2005) в подзоне лесотундры и в горных криволесьях березой Черепанова, а в равнинной части лесной зоны – березой субарктической. Береза повислая произрастает на Кольском полуострове на широте г. Мончегорска: 67°94' с. ш., 32°92' в. д. (Ермаков, 1986; Ветчинникова, 2004б). Отсюда можно предположить, что распространение карельской березы на север ограничивается ареалом березы пушистой.

Таким образом, карельская береза не получила своего развития на тех территориях, где происходит замещение березы пушистой другими близкими ей видами (подвидами), несмотря на присутствие в насаждениях березы повислой и сохранение условий для межвидовой гибридизации.

В соответствии с этими представлениями становится очевидным, что темнокорая карельская береза, произрастающая местами на территории Восточной Европы (например, в Словакии и Республике Беларусь) (рис. 21), могла появиться в результате скрещивания темнокорой березы (*Betula obscura* Besser) (по морфологическим признакам очень близкой с березой повислой, но не имеющей бегулина, обеспечивающего белый цвет бересты) с березой пушистой (Vetchinnikova, 1997; Ветчинникова, 2005). В этом случае цвет коры у карельской березы наследуется по материнской линии. Подтверждение этого находим в публикациях К. Д. Чубанова (1969) и В. Ф. Побирušко (1992а), которые считают, что существует возможность гибридизации между темнокорой и белыми березами, хотя степень биологической совместимости гамет этих берез различна. Так, гибридные семена, полученные от скре-



Рис. 21. Внешний вид карельской березы темнокорой (северная часть Минской области, Республика Беларусь)

щивания темнокорой березы с березой повислой, по среднему показателю технической всхожести превосходили семена темнокорой березы, полученные от свободного опыления, более чем в 1,5 раза, тогда как в варианте темнокорая береза × береза пушистая уступали им более чем в 5 раз (Побирушко, 1992а).

Важно подчеркнуть, что динамика погодных условий накануне и в период цветения (даже в условиях Республики Беларусь) может сближать сроки наступления этих фаз у березы повислой и березы пушистой, как правило в норме разделенных одной-двумя неделями (Чубанов, 1969, 1972; Побирушко, 1992б).

Таким образом, среди существующих в литературе точек зрения по вопросу о происхождении карельской березы можно выделить две основные, одна из которых связывает ее появление с воздействием тех или иных биотических или абиотических факторов, а другая – с действием генетических факторов. По нашему мнению, происхождение карельской березы обусловлено генетическими особенностями березы повислой и березы пушистой (и/или их форм,

гибридов) и природно-климатическими условиями их произрастания, сложившимися исключительно на территории европейской части их ареалов, способствующими их гибридизации между собой и сохранению гибридного потомства.

1.3. Причины и возможные механизмы образования узорчатой древесины

Не ставя перед собой задачи всестороннего и детального рассмотрения состояния вопроса о причинах и возможных механизмах, обуславливающих особый тип узорчатой текстуры в древесине карельской березы, и о последовательности происходящих при этом анатомо-морфологических изменений, коротко остановимся на основных гипотезах, авторы которых дают то или иное объяснение данному феномену. Для удобства изложения мы разделили наиболее известные гипотезы на несколько групп: «патогенную», «камбиальную», гормональную, «сахарозную» и генетическую.

«Патогенная» (или «инфекционная») гипотеза. Данная гипотеза была предложена одной из первых для объяснения причины образования узорчатой текстуры в древесине. Ее сторонники рассматривали наблюдаемое у карельской березы искривление волокон как результат ответной реакции обычной березы на действие тех или иных патогенов (Hintikka, 1916; Vailionis, 1935; Яковлев, 1949; Atanasoff, 1967; Дрейман, 1975; Сакс, Бандер, 1975; Коровин и др., 2003). Так, по мнению Ф. С. Яковлева (1949), возбудителем образования каллуса в области камбия у карельской березы могли быть бактерии, поступающие через почки и чечевички в кору побегов. Т. Хинтикка (Hintikka, 1922), З. Л. Дрейман (1974) и Д. Атанасов (Atanasoff, 1967) высказали предположение о существовании вируса, который способен изменять направленность процесса ксилогенеза (формирования древесины).

К. А. Сакс и В. Л. Бандер (1973, 1974б), связывая формирование узорчатой текстуры в древесине с присутствием патогена в тканях, предположили, что возбудителем инфекции могут быть если не бактерии или вирусы, то микоплазмы или какие-то химические вещества, обладающие мутагенными свойствами. Предположение

о возможности естественной встроенности в геном березы мобильных диспергированных генетических элементов позднее высказывали воронежские исследователи (Буторина, 1993; Исаков и др., 2011). По мнению А. К. Буториной с соавт. (1991), миксоплоидия, наблюдаемая ими в «неспециализированных» тканях карельской березы, могла появиться вследствие гормонального сдвига под влиянием суровых условий Севера, где происходило ее формирование, или поразившей ее вирусной инфекции, обеспечивающей наследование признака узорчатости древесины в потомстве. Л. Л. Новицкая (2000) также рассматривала карельскую березу как частный случай «аномального морфогенеза» типа «stem pitting», описанный для плодовых растений и вызываемый вирусной инфекцией, приводящей к неспецифическим изменениям в строении древесины.

Интересно, что еще в 70-е годы 20-го века латвийские ученые К. А. Сакс и В. Л. Бандер (1970, 1971(1972), 1973, 1974а, б, 1975), развивая исследования Вайлѐниса (Vailionis, 1935), разработали, как они утверждали, «инфекционный способ», с помощью которого из обычной березы предполагалось выращивать карельскую березу практически в неограниченном количестве. Его суть заключалась в замачивании семян березы повислой в соке карельской березы или путем его нанесения на открытую поверхность после снятия коры до камбия. Через год у «инфицированных» таким образом растений березы повислой они отмечали начало изменений, а на четвертый год – образование аномалий в виде скопления сердцевинных лучей древесинной паренхимы и волокнистых трахеид с различной толщиной оболочек, которые, по описанию авторов, внешне напоминали каллус (Дрейман, 1975). По данным К. А. Сакса и В. Л. Бандера (1975), среди выращенных таким способом сеянцев не менее 75 % имели признаки аномалий. Авторы также утверждали, что ими зафиксирован возбудитель инфекции. В другой серии опытов К. А. Сакс и В. Л. Бандер (1974а) пытались выявить «инфекционное начало» в почве, выращивая семена на субстрате, полученном из мест естественного произрастания карельской березы (из Карелии, Белоруссии и Латвии). При диагностике предлагалось обращать внимание на появ-

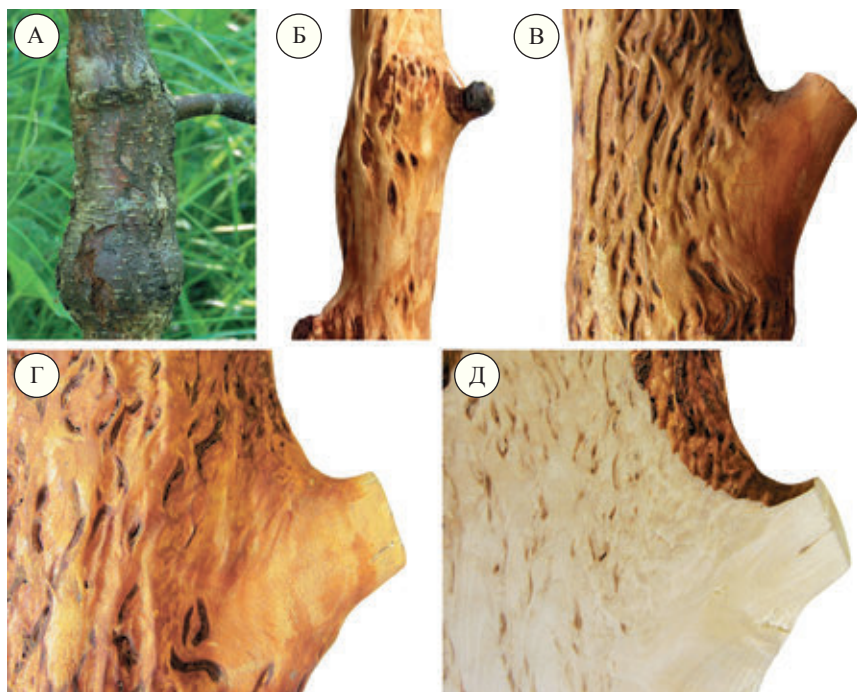


Рис. 22. Внешний вид утолщений в основании бокового побега карельской березы (А) и поверхность их древесины под снятой корой в возрасте растения: 2 года (Б), 5 лет (В), 10 лет (Г), а также на продольном срезе (Д), свидетельствующие о формировании узорчатой текстуры в стволе и, как правило, отсутствии ее в ветвях

ление утолщений в основании боковых побегов 2–3-летних сеянцев (рис. 22, А), тогда как у других видов березы эти части ствола гладкие, без валиков. Действительно, наличие утолщений в основании побегов может выступать в качестве одного из показателей, косвенно свидетельствующих о начале формирования в стволе узорчатой текстуры древесины. После снятия коры в этих местах на поверхности древесины хорошо просматривается рельефная или ямчатая структура (рис. 22, Б). Однако в дальнейшем по мере роста растений узорчатая текстура формируется только в древесине ствола и, как правило, не распространяется на древесину ветвей (рис. 22, В), на которых сохраняется гладкая поверхность.

Проникновение «инфекции» и образование узорчатой текстуры в древесине ветвей не происходит и спустя 5–10 лет ее развития, что хорошо заметно при снятии коры (рис. 22, В, Г) или на продольном срезе, сделанном в основании бокового побега (рис. 22, Д).

Добавим, что многолетний опыт выращивания карельской березы в разных регионах также не подтверждает действенность «инфекционного способа». Так, при испытании семенного потомства (предоставленного латвийскими учеными) в условиях Среднего Урала (Махнев, 1982), в Костромской (Багаев С. С., 1987) и Ленинградской (Евдокимов, 1989) областях, а также в Карелии (Ветчинникова, 2005) и Украине (Молотков, 1984) даже спустя 30 лет не было обнаружено ни одного растения березы с признаками «карелистости». Очевидно, это явилось главной причиной, почему «инфекционный способ» не получил дальнейшего развития или применения.

Против патогенной гипотезы свидетельствует также и факт отсутствия «заражения» подвоев, например, березы повислой (или березы пушистой) под влиянием многолетнего контакта с привоем карельской березы и сохранение прививочными компонентами (в пределах одного организма) морфологических особенностей двух генетически разных растений, участвующих в образовании осевых элементов единого ствола (рис. 23, А). Так, если в качестве привоя используются 2–3-летние побеги карельской березы (см. раздел 5.1.2, рис. 116), у которых отсутствуют визуально заметные характерные для нее признаки, в дальнейшем, тем не менее, в древесине формируется узорчатый рисунок, соответствующий исходному дереву. При этом нижняя часть ствола (подвой) сохраняет признаки прямоволокнистой текстуры древесины, свойственной обычной березе (рис. 23, Б). Кроме того, по мере развития растений сохраняется и та скорость радиального прироста, которая свойственна каждому из деревьев. Например, если она интенсивнее у подвоя, то диаметр основания ствола (ниже границы срастания компонентов) в дальнейшем будет больше по сравнению с привоем (выше границы срастания компонентов прививки) (рис. 23, В). В противоположном случае активность роста по окружности ствола будет заметно выше у привоя по сравнению с подвоем (рис. 23, Г).

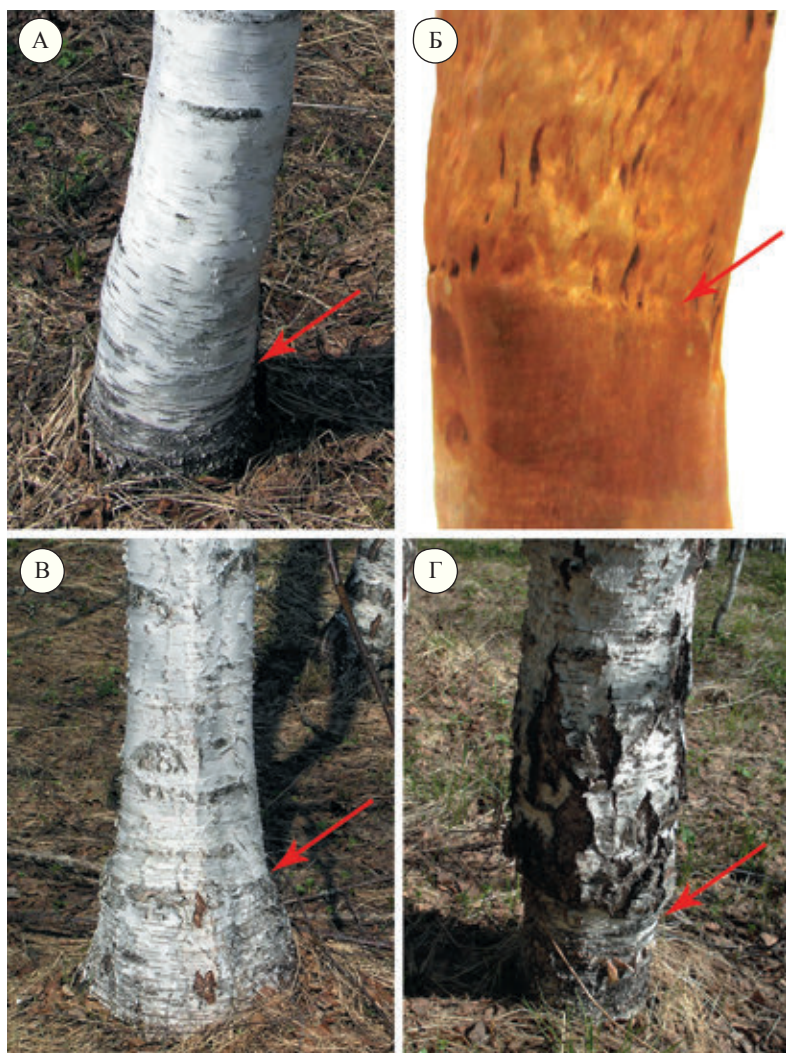


Рис. 23. Внешний вид зоны срастания (указана стрелкой) привитых растений в случаях равномерного развития радиального прироста (А), под снятой корой (Б) и при его ускоренном развитии у подвоя (В) или привоя (Г)

Наконец, против «инфекционного» происхождения карельской березы свидетельствуют и результаты опытов по трансплантации тканей. Еще в 1944 г. финский ученый Саарнийоки (Saarnijoki, 1944) на основании первых опытов, выполненных по пересадке тканей карельской березы на обычную березу, показал, что формирование узорчатой текстуры и ее визуальное проявление на поверхности ствола не выходит за размеры пересаженного участка, тогда как в присутствии бактерий или вирусов следовало бы ожидать «заражение» древесины всего ствола.

Экспериментальные исследования, проведенные нами в 80-е годы прошлого столетия (Ермаков и др., 1991), убедительно доказали, что в местах трансплантации тканей карельской березы на обычную березу (березу повислую или березу пушистую) и, наоборот, с обычной березы на карельскую образуется двухкомпонентная древесина, органически сочетающая в себе узорчатую текстуру, характерную для карельской березы (донор), с обычной, прямоволокнистой, свойственной березе повислой или березе пушистой (реципиент) (рис. 24). После срастания пересаженные ткани коры донора (например, карельской березы), располагаясь локально на стволе реципиента (например, березы повислой), продолжают развиваться и сохранять свои отличительные особенности, не изменяя при этом структуру окружающих тканей последнего. При этом в границах пересаженного участка у карельской березы наблюдается ежегодный радиальный прирост, который не смещается по стволу ни вверх, ни вниз (рис. 25). В случае пересадки тканей «кольцом» (в виде пояса) на поперечных спилах, сделанных послойно (рис. 26, I, II, III), в центральной области располагается древесина реципиента (березы пушистой), диаметр которой соответствует значению, зафиксированному на момент выполнения работ по трансплантации (рис. 26, I). Вокруг нее в виде «кольца» просматривается раневая древесина, образованная в результате срастания тканей ствола двух разных организмов, которая в дальнейшем обрамляется древесиной донора. Сектор, образующийся в области соединения (стыка) краевых частей пересаженной ткани донора (карельская береза), с годами расширяется за счет увеличения диаметра ствола и заполняется обычной древесиной реципиента (береза пушистая) (рис. 26, I).

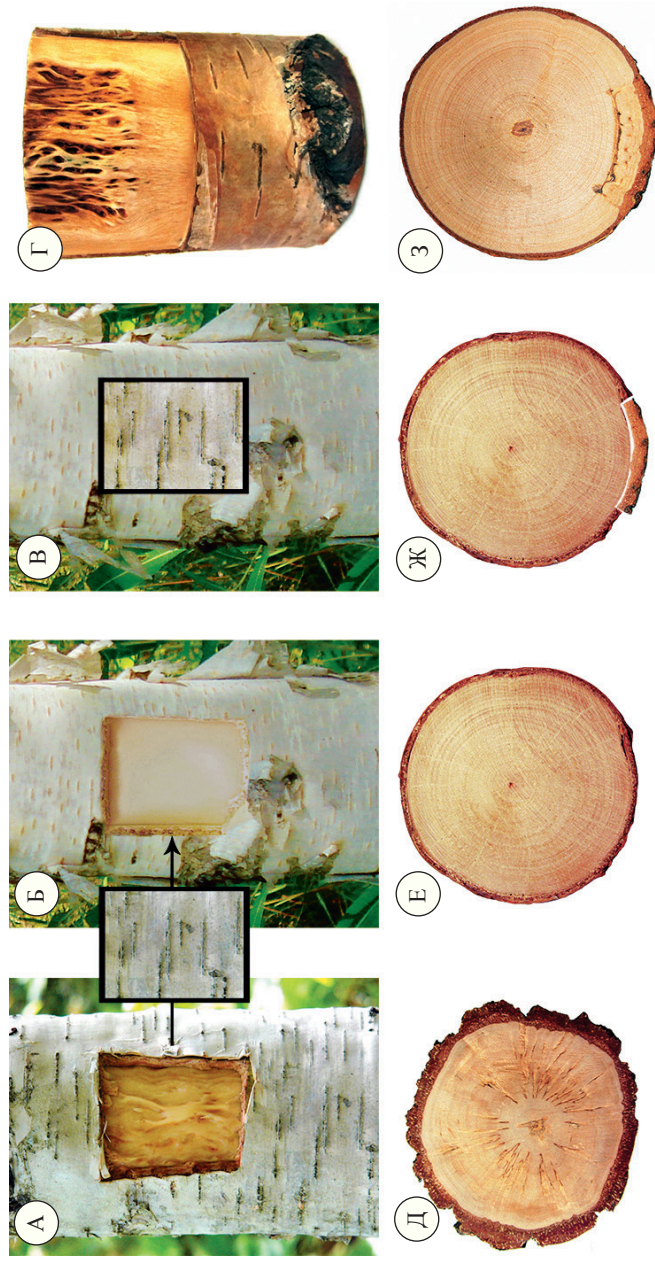


Рис. 24. Схема пересадки тканей коры карельской березы (донор) (А) на ствол березы пушистой (реципиент) (Б, В), двухкомпонентная древесина на растении-реципиенте спустя 3 года под снятой корой (Г). Поперечные спилы, соответствующие донору (Д), реципиенту до пересадки (Е), реципиенту до пересадки (Ж) и спустя 3 года (З)

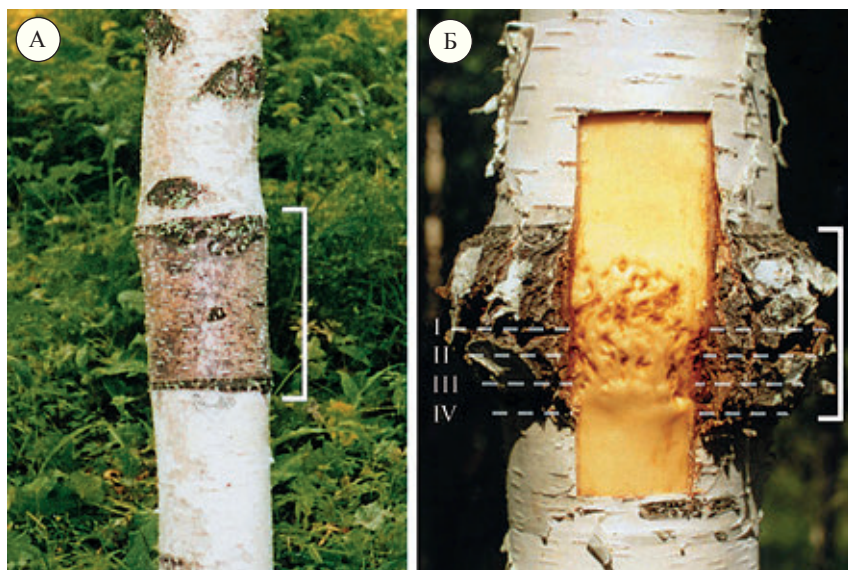


Рис. 25. Внешний вид ствола березы пушистой (реципиент) в год выполнения кольцевой (в виде пояса) пересадки тканей коры карельской березы (донор) (А) и спустя 9 лет (Б). Место пересадки указано скобкой. I–IV – местоположение поперечных спилов, текстура древесины которых представлена на рис. 26

Светлая полоса, заметная на древесине данного сектора, является следствием заживления раны, нанесенной в момент пересадки. На нижерасположенных слоях поперечных срезов такая полоса в древесине отсутствует (рис. 26, II, III). Формирование узорчатой текстуры в древесине донора в годичном кольце в первый год после пересадки не происходит, вследствие того что в качестве донора использовали ткани боковых побегов карельской березы, которые имеют, как правило, обычную прямоволокнистую древесину. Начиная со второго года после пересадки тканей наблюдалось активное развитие узорчатой древесины преимущественно в радиальном направлении и слабое, но заметное – по вертикали (рис. 26, III). В древесине реципиента (березы пушистой) ниже места пересадки тканей изменений не обнаружено (рис. 26, IV). Влияние кроны дерева или корневой системы реципиента на процессы образования узорчатой текстуры древесины исключается. Особенно четко это про-

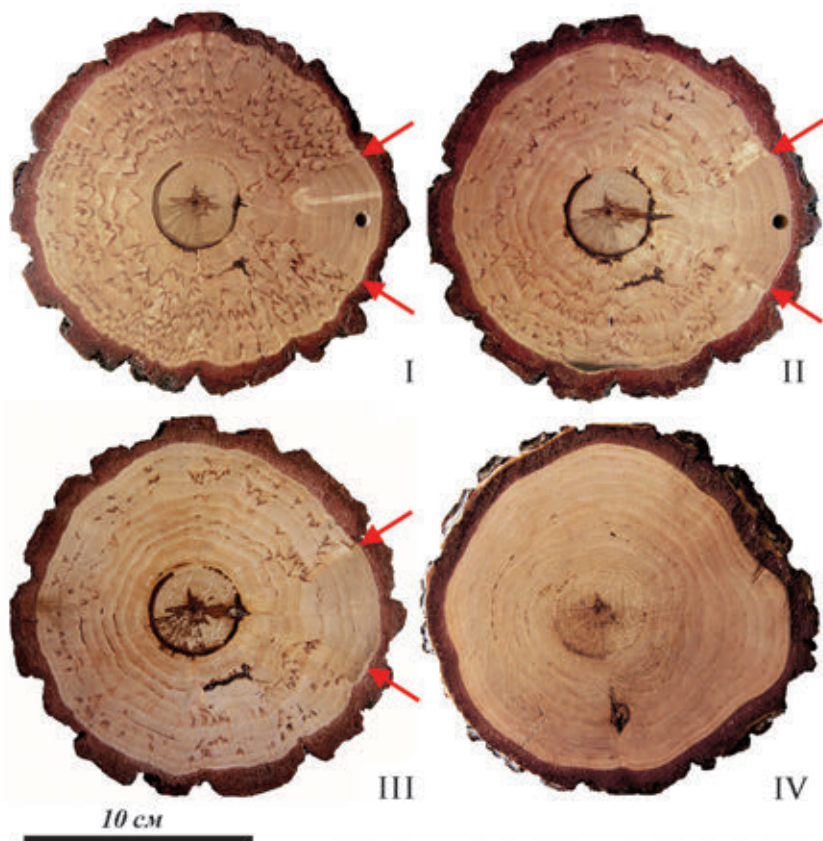


Рис. 26. Текстура древесины пересаженного участка карельской березы (донор) на поперечных спилах в средней части (I) (см. рис. 25) и ее изменение по мере удаления (II, III) в сторону древесины реципиента (IV) (береза пушистая). Стрелками указана область места соединения краевых частей пересаженной ткани донора (карельская береза)

является при трансплантации тканей в виде «кольца», или пояса, поскольку в данном случае по окружности ствола «перерезаются» все нисходящие транспортные пути, и в случае отторжения пересаженной ткани растения-реципиенты погибали.

Таким образом, при трансплантации тканей карельской березы на стволы обычной березы формирование узорчатой древесины у донора происходит локально в границах пересаженного участка, и

оно не может являться следствием влияния апикальных меристем (или продуктов жизнедеятельности ассимилирующих органов) или корневой системы. Результаты этих экспериментов, на наш взгляд, убедительно доказывают несостоятельность патогенной, или инфекционной, гипотезы происхождения карельской березы.

Основываясь на результатах опытов по трансплантации тканей коры, В. И. Ермаков (Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1995) сформулировал принцип «эффекта ранения», суть которого заключается в том, что путем внешнего воздействия можно инициировать ускорение развития в древесине узорчатой текстуры. Например, при использовании тканей боковых побегов карельской березы, в древесине которых рисунок отсутствует, в ней можно инициировать формирование узорчатой текстуры спустя 1–2 года после пересадки, а в случае использования вершинной части ствола этот процесс активизируется уже в первый год. Однако это относится только к генетически предрасположенным, но до определенного возраста (или физиологического состояния) не проявившим себя растениям карельской березы. В случае обычной березы подобная реакция не наблюдается, хотя иногда в результате ранения может произойти образование извилистости в древесине, но оно будет кратковременным, локальным и отличным по структуре от узорчатой древесины карельской березы. Именно поэтому нельзя ожидать положительного эффекта от использования ксилемного сока или вытяжки из листьев карельской березы в качестве индуктора, направленного на получение «карелистости» в древесине березы повислой.

Добавим, что несмотря на дезинфекцию, полученные *in vitro* из стерильной апикальной меристемы вегетативных тканей (рис. 27, А) клоны карельской березы также сохраняют узорчатую текстуру в древесине и утолщения на поверхности ствола (рис. 27, Б), соответствующие исходным растениям, что лишний раз свидетельствует о несостоятельности инфекционной гипотезы.

Наконец, важным аргументом против данной гипотезы является и то, что до сих пор отсутствуют публикации, в которых приводились бы сведения, подтверждающие обнаружение бактерий, вирусов или телец микоплазменных организмов, вызывающих изменение текстуры в древесине.



Рис. 27. Карельская береза *in vitro* (А) и спустя 4 года после посадки с характерными для нее утолщениями на поверхности ствола (Б)

«Камбиальная» гипотеза. Многие исследователи, рассматривая причины и механизмы образования узорчатой текстуры древесины у карельской березы, связывают их со структурно-функциональными изменениями, происходящими в камбии (Яковлев, 1949; Ruden, 1954; Алексеева, 1962; Václav et al., 1969; Johnsson, 1974; Дрейман, 1975; Барильская, 1978, 1979; Любавская, 1978; Ермаков, 1990 и др.). При этом некоторые из них обращали внимание на отмирание отдельных участков камбия (Алексеева, 1962; Дрейман, 1974, 1975). Большинство же других указывали на ослабление функциональной активности камбия и наличие у него локальных нарушений при дифференциации элементов вторичной ксилемы у карельской березы по сравнению с березой повислой (Яковлев, 1949; Ruden, 1954; Václav et al., 1969; Johnsson, 1974; Любавская, 1978). В результате при интенсивном делении окружающих клеток у карельской березы раневой наплыв и коровая паренхима «инкрустируются» в древесину. Н. О. Соколов (1950) и Т. Руден (Ruden, 1954) изменения в камбиальных клетках объясняли механическим воздействием на

них каменистых клеток луба, а А. И. Толстопятенко (1971) – воздействием кристаллов щавелевокислого железа.

По мнению В. И. Ермакова (1990), формирование узорчатой древесины у карельской березы во многом определяется своеобразием архитектоники вторичного проводящего цилиндра и заключается в его «сетчатом строении». Такой тип вторичной ксилемы встречается не только у березы, но и у других ребристостебельных форм древесных растений, например, у ольхи и ивы. Однако у карельской березы он приобретает наибольшую выраженность. Как считает автор, это связано с нарушением целостности камбиального кольца за счет внедрения флоэмных тканей во вторичную ксилему. В результате в древесине образуются килевидные углубления (или ямчатость), а на внутренней стороне коры – соответствующие им выступы, которые приводят к уменьшению доли вертикальных комплексов относительно горизонтальной системы, что и является одной из наиболее важных причин формирования у карельской березы короткоствольной и кустообразной форм роста (Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991). Ответной реакцией живых элементов ксилемы на повреждения, вызванные внедрением флоэмных элементов, является формирование «очагового» камбия, имеющего иную функциональную роль, с чем В. И. Ермаков связывает появление темноокрашенных включений в древесине. В дальнейшем при формировании ксилемных комплексов с преобладанием в них паренхимы (относительно количества сосудов и волокнистых элементов) происходит «вытеснение» из углублений внедрившихся тканей коры, которая разрастается и приобретает большую толщину. Отмеченные процессы повторяются до тех пор, пока осевой орган проявляет интенсивный рост в толщину. Причиной метамерной изменчивости в появлении внешних признаков у растений, predisposed к формированию узорчатой текстуры, как полагает автор, является различное по интенсивности разрастание тканей флоэмы и ксилемы в отдельных участках ствола (Ермаков, 1990).

Некоторые исследователи (Щетинкин, 1988; Щетинкин, Косиченко, 1992; Bonham, Barnett, 2001) считают, что первичные аномалии карельской березы имеют сходство с сердцевинными повторениями, наблюдаемыми иногда у части деревьев на попереч-

ных спилах древесины в виде темно-коричневых включений (рис. 28, А). Однако большинство исследователей (Ruden, 1954; Scholz, 1963b; Синадский, 1973; Ермаков и др., 1990; Ермаков, 1998; Kosonen et al., 2004), длительное время работавших с березой, рассматривают сердцевинные повторения как результат жизнедеятельности личинок (рис. 28, Б) насекомых – *Dendromyza betulae* Kangas (рис. 28, В) или *Agromyza carbonaria* Zett. В частности, с началом функционирования камбия их самки откладывают яйца в ткани ауксибластов (побеги текущего года). После инкубации личинки, повреждая мягкие ткани камбия, перемещаются по нему вниз по стволу к корню со скоростью около 2 м за две недели. В августе личинки выходят наружу и зимуют в виде куколки. Следующим летом муха продолжает цикл, откладывая яйца в растущие ткани березы. Ходы, проложенные личинками, заполняются коричневым каллусообразным веществом, появление которого, по всей вероятности, связано с реакцией цитоплазмы на воздействие внешних факторов, таких как ранение древесины, инфицирование ее микроорганизмами, в том числе поражение микозом (Jurasek, цит. по: Барильская, 1978; Малышева, 1971, 1976). Эта реакция проявляет-

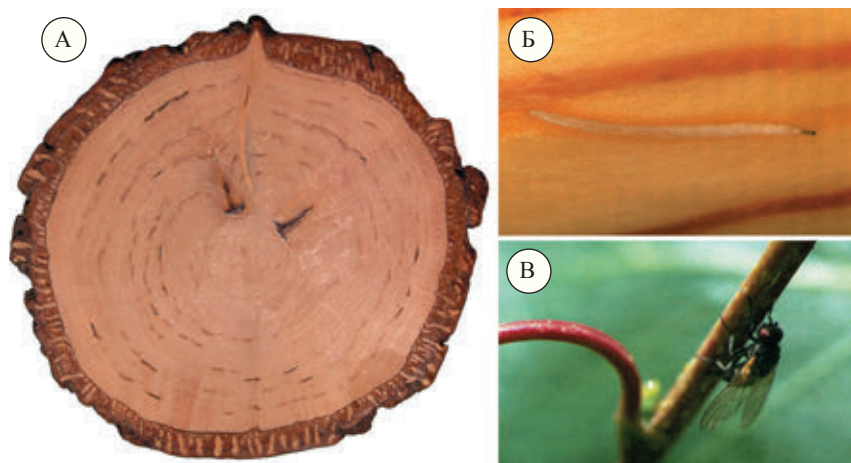


Рис. 28. Древесина березы пушистой (поперечный спил) (А), поврежденная личинками (Б) мухи *Dendromyza betulae* Kangas (В) (по: Niemistö et al., 2008)

ся, в частности, в повышении проницаемости тонопласта и поступлении полифенолоксидазы в вакуоли, что в обычном состоянии у растений не происходит. Под действием фермента полифенолоксидазы содержащиеся в вакуолях полифенолы переходят в окисленное состояние и придают древесине окрашенный вид (Малышева, 1976). По мнению А. А. Яценко-Хмелевского (1954), образование «раневых веществ» осуществляется самой клеткой в результате реакции на повреждение, которая является необратимой. В этой реакции участвуют пластические вещества, накопленные в клетках, и главным образом крахмал. Автор считает, что наблюдаемое «побурение» раневых веществ в большинстве случаев обусловлено нарушением процессов дыхания клеток. Образующийся в дальнейшем новый камбий формирует обычную текстуру древесины.

На значительное сходство каллусной ткани, образуемой при повреждениях, и узорчатой, свойственной карельской березе указывал еще Руден (Ruden, 1954), объясняя это содержанием в раневом каллусе элементов разных тканей, каменистых клеток и паренхимы коры. Подобное сходство, очевидно, обнаруживается и при сопоставлении узорчатой древесины с сердцевинными повторениями. В отличие от узорчатой древесины, характеризующей карельскую березу, сердцевинные повторения имеют равномерное распределение по годичным слоям, многократно проявляются в виде черточек или тире и служат отражением жизнедеятельности личинок указанных насекомых.

Среди причин, обуславливающих необычную структуру в древесине карельской березы, наблюдаемую при ее анатомо-морфологическом изучении, некоторые авторы называют отклонения в процессах метаболизма. Так, на основании электронно-микроскопических исследований Л. А. Барильской (1978) высказано предположение о существовании определенной связи между деятельностью апикальных меристем и формированием специфического рисунка в древесине. Эти выводы автора основываются на том, что в отличие от березы повислой, у карельской березы в клетках древесинной паренхимы наблюдается высокая концентрация фенольных соединений, а паренхимные клетки наружных годичных слоев древесины содержат живой протопласт, о чем свидетельствует наличие в них жизнеспособных органелл, способных накапливать запасные питательные вещества.

Гормональная гипотеза. В конце 80-х годов были опубликованы результаты экспериментов (Косиченко и др., 1983; Косиченко, Щетинкин, 1987; Щетинкин, 1988) по получению растений березы повислой с искусственно индуцированной узорчатой древесиной путем инъекции в камбий ствола раствора гетероауксина, а также экстракта листьев карельской березы. В результате этого авторы отмечали начало формирования изменений в стебле двухлетних сеянцев березы повислой (у 12,3 %), по структуре близких таковым узорчатой древесины карельской березы: агрегатные лучи повышенной рядности и слоистости; образование в местах их выхода на поверхность цилиндра килевидных углублений коры; дифференциация в углублениях, вблизи камбия, крупных глыб склереид и т. д. Подобные изменения, по мнению авторов, приурочены к листовым следам и основанию боковых побегов, т. е. к местам транспорта фитогормонов, обеспечивающих эндогенный контроль роста и дифференциации тканей. При анализе ростовых веществ во флоэме ствольной части деревьев карельской березы Н. Е. Косиченко и С. В. Щетинкин (Косиченко, Щетинкин, 1987; Щетинкин, 1988) обнаружили более высокое (почти в 2 раза) содержание гетероауксина в местах утолщений и наплывов, чем между ними, что, по их мнению, является причиной интенсивного развития узорчатой древесины. Согласно разработанному авторами способу ранней диагностики, узорчатая древесина определяется по наличию на срезах ложно-широких лучей, групп склереид во флоэмной части этих лучей и выемок в древесине под ними. Однако заметим, что ранее на основании детальных анатомо-морфологических исследований было показано, что такие взаимосвязи листовых следов и сердцевины имеют место не только в древесине у карельской березы, но и у березы повислой (Яковлев, 1949).

«Сахарозная» гипотеза. С конца 90-х годов эксперименты по индукции формирования узорчатой текстуры древесины у березы повислой ведутся Л. Л. Новицкой (1997, 2000, 2003). По мнению автора, механизм аномального морфогенеза проводящих тканей связан преимущественно с уровнем транспортной формы сахарозы, которая содержится в проводящей флоэме ствола и обладает морфогенетическим эффектом. Основные положения этой гипотезы

сводятся к следующему. Транспорт ауксина от распускающихся почек и молодых листьев по направлению к апикальным меристемам корня индуцирует деление инициалей камбия. Концентрация сахарозы во флоэме ствола в весенний период относительно низкая, так как продукты фотосинтетической деятельности листьев направлены на формирование кроны. Соотношение сахароза/ауксин благоприятствует образованию элементов ксилемы. После завершения формирования ассимиляционного аппарата отток сахарозы из листьев заметно усиливается, что ведет к повышению ее содержания во флоэме. В тех участках ствола, где содержание сахарозы достигает довольно высокого уровня, по мнению автора, возможны три варианта развития событий: 1) концентрация дисахарида имеет величину, благоприятствующую образованию как трахеид, так и ситовидных элементов. Повышение содержания сахарозы через образующуюся при ее расщеплении глюкозу будет способствовать переходу части молекул ауксина в связанное состояние, что приведет к снижению активности делений ксилемных производных камбия, а в годичном кольце образуется легкий прогиб; 2) сахароза стимулирует образование только ситовидных элементов – прогиб годичного кольца усиливается; 3) концентрация сахарозы превышает некий критический уровень. В результате формирование проводящих элементов подавляется, происходит заложение широких аномальных сердцевинных лучей; формируется килевидное углубление коры в древесину, наблюдается склерификация клеток паренхимы. Возникают разнонаправленные градиенты концентраций ауксина, что нарушает его строго полярный транспорт. Последнее, по мнению автора, выступает причиной нарушения осевой ориентации проводящих элементов, в результате чего появляется извилистое расположение волокон в древесине. Формовое разнообразие карельской березы при этом объясняется различным уровнем концентрации сахарозы в проводящей флоэме в разных участках ствола.

Однако при этом неясно, существует ли и что собой представляет избирательный механизм подобного распределения углеводов в едином транспортном потоке. Есть и другие пока не проясненные моменты. Так, по мнению Л. Л. Новицкой (2008) и ее коллег (Николаева, 2004), повышенное содержание сахарозы в стволе может

создаваться за счет резервного пула сахаров, находящихся в ассимиляционном аппарате брахибластов (многолетние укороченные побеги), которых у карельской березы в кроне больше по сравнению с ауксибластами (многолетние удлиненные побеги). Вместе с тем еще В. И. Ермаковым (1986) было подмечено, что образование брахибластов у березы является следствием ее адаптации к условиям Севера: брахибласт с розеткой в четыре и более листьев с возрастом образует примерно такую же фотосинтезирующую поверхность, что и средний по размерам ауксибласт того же растения, а затраты на построение короткого (2–4 мм) стебля брахибласта во много раз меньше, чем на длинный стебель ауксибласта, что особенно важно в условиях короткого вегетационного периода. В Мурманской области в отдельные годы у многих растений березы развиваются исключительно брахибласты, но карельской березы среди них пока не обнаружено.

Если и можно предположить, что у карельской березы в процессе фотосинтеза образуется повышенное содержание углеводов, то их аттрагирующим центром выступают в первую очередь органы репродуктивной сферы: большая часть продуктов фотосинтеза, а также запасных углеводов расходуется растениями на образование семян (Курсанов, 1976; Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2006 и др.). Карельская береза отличается от березы повислой более ранним вступлением в пору плодоношения, а также его обилием, чему, в частности, способствует ее преимущественное произрастание на открытых участках. Неясно, и что представляет в абсолютном или процентном выражении «повышенное содержание» сахарозы.

Следует, однако, отметить, что в более поздних публикациях Л. Л. Новицкая (2011) развивает и уточняет свои взгляды по данному вопросу и относит карельскую березу к экологической форме березы повислой. Что касается последовательности событий, приводящих к появлению узорчатости в древесине, то она, по ее мнению, такова: накопление повышенного уровня сахарозы в камбиальной зоне дезактивирует действие гормонов и индуцирует аномально высокое развитие запасавшей паренхимы, следствием этих процессов является нарушение структуры проводящих тканей и изменение фенотипических параметров карельской березы (Новицкая, 2011).

Передача же нарушений обмена веществ потомству может происходить по типу эпигенетического наследования, а появление структурных аномалий, их развитие и «затухание» зависят от воздействия факторов внешней среды.

Необходимо также сказать, что с точки зрения гормональной, «сахарозной» и других гипотез, связывающих причину появления карельской березы с особенностями метаболизма, трудно объяснить отсутствие влияния привоя на подвой в случае прививки (рис. 23) или тканей реципиента на ткани донора – при трансплантации (рис. 25), поскольку каждый из этих компонентов после срастания продолжает развиваться свойственным ему образом. Результаты, полученные в опытах по трансплантации тканей, свидетельствуют также о том, что формирование узорчатой текстуры древесины карельской березы не может быть следствием накопления возможного избытка гормональных веществ или транспортной сахарозы в стволе, как полагают авторы этих гипотез, поскольку органично сросшиеся компоненты карельской березы и обычной березы образуют общую проводящую систему, обеспечивающую единый транспортный поток продуктов фотосинтеза. Это согласуется и с мнением Ю. В. Гамалея (2004), который считает, что успешность срастания прививаемых компонентов зависит более от сходства флоэмных экссудатов, чем от родственных связей растений.

Наконец, ни ауксины, ни сахароза как естественные природные соединения не обладают мутагенными свойствами. Следовательно, если с их помощью и можно добиться каких-либо существенных изменений в структуре древесины, то они не могут быть настолько устойчивыми, чтобы в дальнейшем воспроизводиться в последующих поколениях, т. е. закрепляться на генетическом уровне.

Генетическая гипотеза. Исследованиями многих авторов установлено, что узорчатость текстуры древесины карельской березы передается по наследству и столь ярко и своеобразно она не проявляется у других древесных растений (Соколов, 1950; Heikinheimo, 1951; Ruden, 1954; Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989; Martinsson, 1995; Ветчинникова, 2005 и др.). Согласно имеющимся данным, доля узорчатых растений в потомстве, выращенном из семян карельской березы от свободного опыления, различна и

составляет всего 2–3 %, в лучшем случае до 25 % или несколько больше. При контролируемом опылении, когда оба родителя обладают узорчатой древесиной, потомство также представлено двумя группами – узорчатыми и безузорчатыми, но в этом случае соотношение их между собой может достигать 9 : 1, соответственно.

Характер расщепления признаков в потомстве карельской березы и степень его соответствия законам Менделя экспериментально проверить очень сложно, так как практически невозможно вырастить и сохранить без потерь семенное потомство от стадии проростков до момента рубки деревьев с последующим анатомо-морфологическим описанием текстуры рисунка их древесины. При этом следует учитывать, что менее приспособленными и отстающими в росте являются чаще узорчатые формы, а признаки «карелистости» в выраженной форме проявляются не сразу, а в среднем лишь на 8–10-й год жизни растений. Существенно влияет на проявление узорчатости также и густота посадки: при недостатке света рисунок в древесине не образуется, а сформировавшиеся растения карельской березы со временем, при смыкании крон рядом растущих безузорчатых форм или сопутствующих пород, постепенно усыхают и гибнут, выпадая из насаждения.

Некоторые авторы, учитывая довольно высокий процент в потомстве карельской березы растений с узорчатой древесиной, допускали, что ее отличительные признаки кодируются отдельными генами (Ruden, 1954; Евдокимов, 1978 и др.). Однако с этим трудно согласиться, так как карельская береза диагностируется не по одному, а по целому ряду признаков, некоторые из них имеют количественный характер, типичный для полигенного наследования.

Отечественными и зарубежными исследователями выдвинуто несколько гипотез, касающихся генетических основ наследования узорчатой текстуры древесины. Так, по результатам скрещивания узорчатых форм и получения в потомстве от 44,7 до 53,8 % узорчатых особей шведский исследователь Йонссон (Johnsson, 1951) высказал предположение о том, что детерминация узорчатости в древесине карельской березы осуществляется несколькими рецессивными генами, а также «другими генами, не связанными с формированием узорчатости», но оказывающими влияние на измене-

ние морфологических признаков у растений. Однако более поздние эксперименты (Jakuszevski, 1973; Johnsson, 1974; Ермаков, 1986) показали, что узорчатая текстура у карельской березы может быть получена и при скрещивании ее с березой повислой. Кроме того, при рецессивном наследовании трудно объяснить появление части особей с узорчатой древесиной при свободном опылении отдельно растущей карельской березы.

Формирование узорчатой древесины более вероятно в случае гетерозиготности (Aa). Тогда, в соответствии с гипотезой норвежского исследователя Рудена (Ruden, 1954), при скрещивании берез, обладающих узорчатой текстурой древесины: $Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$, где должно быть 25 % летальных (AA), 50 % – узорчатых (Aa) и 25 % – безузорчатых особей (aa), а в целом в потомстве – 1/3 безузорчатых и 2/3 узорчатых растений. При скрещивании карельской березы (Aa) с березой повислой (aa): $Aa \times aa = 2Aa + 2aa$ образуется 50 % узорчатых (Aa) и 50 % безузорчатых (aa) растений. Согласно этой гипотезе, потомки, имеющие признак «карелистости», могут появиться только от карельской березы или другой березы, участвовавшей в скрещивании с карельской березой. Следовательно, расщепление в потомстве карельской березы на «узорчатые» и «безузорчатые» особи, наблюдаемое как в природных, так и в искусственно созданных насаждениях, согласуется с гипотезой Рудена (Ruden, 1954), рассматривавшего узорчатость как моногенный, полуплетальный признак, хотя в этом случае трудно, например, объяснить полиморфизм карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола.

А. Я. Любавская (1975) сделала попытку связать наличие «узорчатости» в древесине с формами роста карельской березы (А – без признаков узорчатости в древесине, а – с узорчатой древесиной). Согласно этой гипотезе: древовидные формы карельской березы с узорчатой текстурой – гетерозиготные (Aa), кустовидные узорчатые – гомозиготные по рецессивному признаку (aa), а древовидные особи без признаков узорчатой древесины – гомозиготные по доминантному признаку (AA). Тогда при скрещивании древовидных форм карельской березы между собой: $Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$ происходит расщепление в соотношении 1 : 2 : 1 (деревья без призна-

ков «карелистости» : деревья с узорчатой древесиной : кустовидные растения с узорчатой древесиной). При опылении древовидной формы карельской березы пыльцой, взятой с кустовидного растения: $Aa \times aa = 2Aa + 2aa$, в потомстве все потомки будут иметь признаки узорчатой древесины, что противоречит экспериментальным данным, согласно которым при семенном размножении у карельской березы обязательно присутствует около 10 % особей, не имеющих признаков узорчатой текстуры древесины.

А. П. Евдокимов (1978), в целом разделяя мнение А. Я. Любавской, не считает, однако, возможным определение узорчатой древесины рецессивным геном, а обычной – доминантным. В таком случае все высокоствольные потомки карельской березы должны иметь обычную древесину, однако даже в северной части ее ареала существуют деревья с узорчатой древесиной, имеющие высоту 15 м и более (рис. 29).



Рис. 29. Деревья карельской березы, имеющие высоту 15 м и более (Кондопожский район, Республика Карелия (А), дендрарий г. Хорсхольма, Дания (Б))

На основании изучения культур карельской березы, интродуцированной в Московской области, М. Г. Романовский (1986) разработал статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы. В его основе лежит идея сцепленного наследования скорости роста карельской березы и наличия узорчатой текстуры в древесине. Им были введены три математические компоненты, описывающие распределение генотипов в популяции. Групповая принадлежность карельской березы по высоте (высоко-, короткоствольные и кустообразные растения), согласно автору, контролируется серией не менее трех доминирующих аллелей. Так, кустообразную форму роста (или «замедленный» рост) имеют генотипы a_1a_1 , a_1a_2 , a_1a_3 , короткоствольную форму роста («средняя» скорость роста) – генотипы a_2a_2 , a_2a_3 , высокоствольную (быстрорастущие особи) – a_3a_3 и a_i , $i > 3$. Если наличие узорчатой древесины обуславливает ген «плюс» или «+», а ее отсутствие «ноль» или «0», то получается два варианта сцепления: a_i^+ и a_i^0 .

В пределах ареала карельской березы, как считает М. Г. Романовский, преобладают растения короткоствольной формы роста с узорчатой древесиной, для которых характерно сцепление a_1^+ , в то время как a_1^0 (растения короткоствольной формы роста без признаков узорчатой древесины) встречаются здесь крайне редко.

В других районах произрастания представителей рода *Betula* аллель короткоствольной формы роста встречается только в сцеплении с отсутствием узорчатости a_1^0 . Предполагается, что ген a_3 выступает по отношению к сцепленному с ним гену «карелистости» в роли супрессора: в сочетании a_3^+ узорчатость не проявляется. Гомозиготные ($a_1^+a_1^+$) особи (потенциально с узорчатой древесиной), по мнению автора, гибнут на эмбриональной стадии развития. В этом случае всхожесть гибридных семян, полученных при контролируемом опылении растений карельской березы, имеющих узорчатую древесину, не должна превышать 75 %. Заметим, что согласно данным В. И. Ермакова (1986), при контролируемом опылении деревьев карельской березы между собой всхожесть семян варьировала от 20 до 78 %, тогда как при свободном опылении – от 5 до 77 %.

Сопоставление эмпирических частот с ожидаемыми, по данным С. С. Багаева (1988), свидетельствует в одних случаях о хорошем

соответствии фактических данных расчетным согласно гипотезе М. Г. Романовского, а в других – нет. Однако, возможно, это обусловлено элиминацией части растений, потенциально имеющих узорчатую древесину, на ранних этапах их развития. Например, в условиях Костромской области в культурах карельской березы было получено до 75 % потомков с признаками узорчатой древесины при следующих схемах скрещивания: ♀ короткоствольная × ♂ короткоствольная; ♀ высокоствольная × ♂ короткоствольная и самоопыление каждой из них (Багаев, 1988). Кроме того, данная гипотеза не позволяет объяснить полиморфизм карельской березы по типу поверхности ствола и, соответственно, по плотности узорчатой текстуры в древесине.

Рассмотренные гипотезы, отражающие генетическое направление в изучении причин образования узорчатой древесины, конечно, далеко не в полной мере описывают реальную картину многообразия форм карельской березы, но благодаря им сделан важный шаг на пути познания механизмов наследования ее важнейших биологических особенностей и прежде всего узорчатой древесины. Тем не менее до сих пор остается открытым вопрос о наследовании комплекса признаков карельской березы, что, как нам представляется, более вероятно в случае их полигенного наследования, в пользу которого высказывались и другие исследователи (Ермаков, 1979, 1986, 1990; Погиба, 1988 и др.). Нельзя исключать, что узорчатая текстура древесины карельской березы обусловлена комплексом генетических факторов, а наследование признаков ее «карелистости» осуществляется за счет серии множественных аллелей в одном локусе или генов в различных локусах (Johnsson, 1974).

Изучение генетических особенностей карельской березы на основании сравнительного анализа нуклеотидной структуры гена алкогольдегидрогеназы (Баранов и др., 2011) подтвердило, что ее формовое разнообразие имеет генетическую детерминацию. По мнению авторов, у карельской березы более вероятной является полигенная, а не полиаллельная система наследования, когда у высокоствольных и короткоствольных форм большинство из локусов, определяющих структуру оси, находится в гетерозиготном («гибридном»)

состоянии, которое обусловлено одновременным сочетанием условных групп аллелей обоих типов по форме роста. Тогда увеличение доли генов, представленных аллелями высокоствольного типа роста в гомозиготном состоянии, у потомков будет обуславливать формирование внешних признаков, подобных березе повислой, вплоть до отсутствия узорчатой текстуры в древесине. Преобладание гомозиготных генов с аллелями короткоствольного типа будет способствовать образованию кустарниковых форм (Баранов и др., 2011).

Несмотря на недостаточно полную изученность кариотипа берез (в связи с очень малыми размерами хромосом), установлено, что гаплоидное число хромосом для березы повислой составляет 14, а для березы пушистой – 28 (Helms, Jorgensen, 1925). Позднее было подтверждено, что их диплоидный набор составляет 28 и 56 хромосом, соответственно (Юркевич, Чубанов, 1969; Соловьева, 1977; Consensus document..., 2003 и др.). Отсюда следует, что береза повислая является диплоидом, а береза пушистая – тетраплоидом. Карельская береза, как и береза повислая, является диплоидом с количеством хромосом, равным 28.

Долгое время существовала точка зрения о том, что береза пушистая – автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Сомнения по этому поводу впервые были высказаны Йонссоном (Johnsson, 1949). После изучения гибридных берез он пришел к выводу, что береза пушистая является аллотетраплоидом, а не автотетраплоидом.

Результаты наших исследований (Ветчинникова, 2005) также свидетельствуют в пользу того, что береза пушистая не является автотетраплоидом. Изучение ряда физиолого-биохимических показателей (липиды, изоферменты, эфирные масла и т. п.) у различных видов и разновидностей берез, а также гибридов, полученных в результате контролируемого опыления, показало, что береза повислая и карельская береза довольно близки по составу этих веществ. Другой вид – береза пушистая – отличается от них повышенным содержанием липидов в почках и характеризуется специфическим набором в них жирных кислот. Кроме того, у нее, в отличие от остальных изученных берез, обнаружено эфирное масло цедран (Isidorov et al., 2001). Добавим, что в почках березы пушистой встречаются

изоформы пероксидазы, отсутствующие и у березы повислой, и у карельской березы (Ивченко, Панасенко, 1979; Шуляковская, Ветчинникова, 1998). Очевидно, существует взаимосвязь между физиолого-биохимическими показателями видов и их генетическими особенностями. Скорее всего, береза пушистая действительно является аллотетраплоидом, включающим два разных диплоидных генома. Одним из них может быть геном, соответствующий березе повислой. Наши предположения о присутствии в геноме березы пушистой аллельных вариантов (генома) березы повислой в дальнейшем были подтверждены путем изучения нуклеотидной структуры гена алкогольдегидрогеназы (Баранов и др., 2011), что свидетельствует о филогенетической общности данных видов и возможности гибридизации между ними.

Тогда при скрещивании березы пушистой с березой повислой: $AABV \times AA = AABVAA$ (где $AABV$ – береза пушистая с $2n = 56$, а AA – береза повислая с $2n = 28$) не следует ожидать каких-либо морфологических или физиолого-биохимических изменений у потомков, поскольку будут доминировать признаки березы пушистой. При опылении березы повислой пыльцой березы пушистой: $AA \times AABV = AABV$ возможно появление новых признаков, благодаря которым, например, выделилась карельская береза (Ветчинникова, 2005).

В пользу такой возможности свидетельствуют и другие факты. При опылении березы пушистой пыльцой березы повислой гибриды обладают всеми признаками материнской формы. При обратном скрещивании (березы повислой с березой пушистой) у гибридов проявляются признаки отцовской формы, в том числе короткоцепочковые жирные кислоты липидов, специфичные для березы пушистой (Ветчинникова, 2005). Степень выраженности проявления признаков узорчатой текстуры древесины у карельской березы и ее полиморфизм, по всей вероятности, определяются уровнем экспрессии генов.

Что касается источника второго генома, то он до сих пор неизвестен, поскольку специфичные для березы пушистой изоферменты, жирные кислоты и эфирные масла не обнаружены пока ни у одного из исследованных диплоидов. Возможно, что в настоящее время такой диплоид уже не существует в природе.

Береза является важнейшим компонентом лесных и лесотундровых ценозов Фенноскандии. Только здесь в силу географического положения и геоморфологических особенностей северная граница ее ареала совпадает с пределом распространения древесной растительности. Высокая вариабельность фенотипических признаков, наблюдаемая у березы в данном регионе, обусловлена, с одной стороны, необходимостью приспособления березы к суровым условиям Севера, а с другой – возможностью естественной гибридизации близкородственных видов. В силу этих обстоятельств взаимоотношения видов в роде *Betula* довольно сложны, а систематика чрезвычайно затруднена и нуждается в новых методологических подходах.

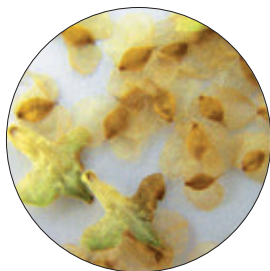
Для выяснения генетических отношений между видами, произрастающими в условиях Восточной Фенноскандии, нами проведено изучение генетического разнообразия ряда представителей рода *Betula* с помощью молекулярных маркеров ДНК. При этом обнаружены весьма тесные связи между аборигенными видами – березой повислой, березой пушистой, березой карликовой. На основании молекулярного маркирования генома карельской березы, различающейся по форме роста и типу поверхности ствола, установлено ее генетическое сходство не только с березой повислой, но и с березой пушистой (см. гл. 4, рис. 93, А).

В подтверждение выдвинутой нами гипотезы о роли межвидовой гибридизации в происхождении карельской березы свидетельствуют также результаты изучения степени генетической дифференциации различных видов березы, полученные О. Ю. Барановым (Баранов, 2003; Баранов и др., 2011), а также молекулярной паспортизации клонов карельской березы, проведенной Т. В. Матвеевой с соавт. (2008).

Добавим, что в последние годы появилась точка зрения об эпигенетическом происхождении карельской березы (Новицкая, 2008; Исаков и др., 2011). Очевидно, это связано с успешным развитием эпигенетики, направленной на изучение наследуемых изменений генной экспрессии, которые происходят без изменения ДНК-последовательностей (Чураев, 2010). Не исключено, что данный подход может дать новый импульс в развитии взглядов на феномен «карельской березы», хотя объективности ради стоит сказать, что

механизмы эпигенетических явлений (метилование ДНК, интерференция РНК, прионизация белков и т. д.) носят весьма разнородный характер (Инге-Вечтомов, 2010). Более того, эпигенетические изменения, которые до сих пор не имеют четкого определения и критериев идентификации, не без основания относят к событиям, близким к мутациям (Чураев, 2005).

Таким образом, существующие к настоящему времени гипотезы не позволяют пока однозначно ответить на вопрос о происхождении карельской березы и в полной мере раскрыть причины и механизмы образования узорчатой текстуры в ее древесине. Тем не менее постепенно накапливается все больше данных, свидетельствующих в пользу генетического подхода как наиболее важного в решении этих проблем. Не вдаваясь более в анализ литературы, еще раз подчеркнем, что в целом генетическая детерминация образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы является достаточно надежно установленным фактом, и это бесспорно повлияло на эволюцию взглядов о происхождении карельской березы. В настоящее время широкие перспективы для дальнейших исследований в этом направлении открывает использование современных методов выделения и изучения ДНК и РНК.



Глава 2

АРЕАЛ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И ЕЕ РЕСУРСЫ НА ТЕРРИТОРИИ СТРАН СЕВЕРНОЙ, ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Карельская береза, или узорчатая (curly или masur birch), является аборигенным компонентом дендрофлоры Северной, Восточной, а местами – Центральной Европы. В Финляндии ее часто называют «visakoivu» – «кудрявая береза» и считают, что это название более точно отражает ее биологические особенности. В Швеции эта береза известна под названием valbjork или braunmasurbjörk (Ruden, 1954), masurbjörk (Kosonen et al., 2004), в Германии – Masurbirke, Karelische Maser-Birke или Kaiser Birke (царская береза), в Дании – Wisa-ved, в Англии – speckled birch (Ruden, 1954), во Франции – le bouleau madré, в Эстонии – maarjakask (Kosonen et al., 2004), в Литве – gurberžis, réta, rétos beržas (Vailionis, 1935), в Белоруссии – «чечетка», «чечетник» (а еще «волнистая» и «свилеватая»). В течение длительного времени ученые также называли ее по-разному: *B. alba* L. var. *carelica* Mercklin (Мерклин, 1857), *B. verrucosa* Ehrh. f. *gibbosa* Lindq. (Lindquist, 1948), *B. verrucosa* Ehrh. f. *carelica* N. Sok. (Соколов, 1950, 1975), *B. verrucosa* Ehrh. f. *maserica* Ruden (Ruden, 1954), *B. verrucosa* Ehrh. f. *callosa* Svoboda (Svoboda, 1957), *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hejtmánek (Hejtmánek, 1957). Приведенные латинские названия в определенной степени отражают систематическое положение карельской березы, а также (судя по фамилиям авторов, описавших ее) показывают страны, на территории которых она встречается. Тем не менее к настоящему времени за ней достаточно прочно закрепилось и утвердилось латинское название *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (Hämet-Ahti et al., 1989, 1992).

В истории изучения карельской березы и присущих ей особенностей почти во всех странах, где она произрастает в природных условиях, прослеживается постепенный переход от чисто утилитарного использования ее как источника высокоценной древесины к углубленному исследованию природы этого уникального явления в роде *Betula*.

Известно, что древесина карельской березы используется на протяжении более чем 300 лет (Соколов, 1970). Уже в 17-м веке в Швеции ее применяли для отделки интерьеров, например, дверей во дворцах (рис. 30, А, Б). Однако первые известные нам официально датированные изделия из карельской березы относятся к 1726 г. Речь идет о резном кувшине из карельской березы с серебряными вставками (рис. 30, В), изготовленном шведским мастером Матиасом Нореном для усадьбы Розенборг, расположенной в провинции Вермланд (западная часть Швеции, граничащая с Норвегией). Вырезанный из цельной древесины карельской березы кувшин является экспонатом коллекции Скандинавского музея (г. Стокгольм), возвращенной



Рис. 30. Внешний вид дверей (А, ее фрагмент – Б), выполненных с использованием древесины карельской березы путем интарсии (или инкрустации дерева по дереву), 17-й век, и кувшин для напитков из карельской березы, датированный 1726 г. (В) (Скандинавский музей, г. Стокгольм, Швеция)

в Швецию через аукцион в начале 30-х годов 20-го века (Nordiska museets..., 1932). Кувшин снабжен информацией о его происхождении и назначении («ROSENBORG WELKOMA CARL GUSTAV ROOS MERTA M von STEFKEN. Mat. Norén me fecit 1726»), размещенной на серебряном ободке вокруг крышки. Историки отмечают, что серебряный лев, возвышающийся на крышке, часто встречается и на норвежских изделиях, в том числе и из карельской березы. Следовательно, в начале 18-го века карельская береза использовалась и в Швеции, и в Норвегии. В коллекции Скандинавского музея имеются и другие кувшины, предполагаемые даты изготовления которых относятся к более раннему времени – 1564 и 1617 гг.

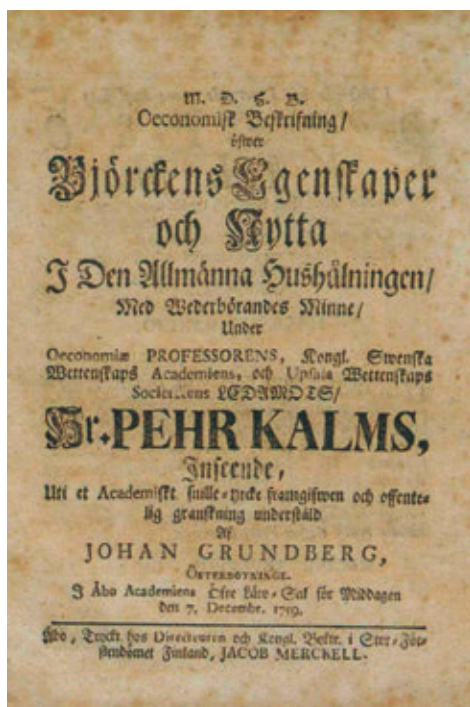


Рис. 31. Титульная страница дипломной работы Й. Грундберга, в которой впервые (1759 г.) кратко описано использование древесины карельской березы (г. Турку, Финляндия) (по: Kosonen et al., 2004)

В 1745 г. финское название карельской березы «visa» в значении «curl grain wood» (узорчатая древесина) зарегистрировано в словаре финского языка, составленном Даниелем Юслениусом (Daniel Juslenius) (Kosonen et al., 2004). Оригинальность строения и высокая хозяйственная ценность ее декоративной древесины неоднократно привлекала внимание исследователей. В 1759 г. в Финляндии под руководством Пера Кальма (Pehr Kalm) студент Йохан Грундберг (Johan Grundberg) из университета г. Турку подготовил дипломную работу, посвященную свойствам и использованию березы, в том числе и карельской березы (рис. 31). В 1900 г. на

Мировой ярмарке в г. Париже финский павильон среди национальных символов украшала мебель из карельской березы.

В России первые сведения о березе, которая «внутренностью походит на мрамор», относятся к 1766 г. По приглашению Екатерины II с 1727 по 1753 г. лесной знатель форстмейстер Фердинанд Габриель Фокель обследовал леса Санкт-Петербургской, Олонецкой, Новгородской и Архангельской губерний. Итогом его 25-летней практической деятельности в России стала книга по лесоводству, подготовленная им к 1752 г., одобренная академиками М. В. Ломоносовым и С. П. Крашенинниковым на заседании Академии наук и вышедшая в свет в 1766 г., спустя 13 лет после смерти автора (Редько, 1990; Лупанова, 2012).

Образцы мебели из карельской березы, представленные в музеях Москвы и Санкт-Петербурга, характеризуют эпоху «русского ампира» (рис. 32).

Почти сто лет спустя, в 1857 г., отечественный ученый К. Е. Мерклин впервые дал карельской березе латинское название *Betula alba* L. var. *carelica* Mercklin (Соколов, 1950; Ермаков и др., 1990).

Целенаправленные исследования карельской березы были начаты лишь в 20-м веке. Так, к 20–30-м годам уже довольно полно



Рис. 32. Мебель из карельской березы, 19-й век (Дворцово-парковый ансамбль «Петергоф», г. Санкт-Петербург, Россия)

были описаны места ее произрастания в Финляндии Т. Хинтиккой (Hintikka, 1922, 1926) и в России Н. О. Соколовым (1938, 1950). Обобщенные данные об ареале карельской березы появились в 50-х годах в Швеции (Lindquist, 1954), а в 60-х – в Германии (Scholz, 1963a) (рис. 33, А) и Чехословакии (Václav, 1963) (рис. 33, Б). В более поздних работах многие авторы (Saarnio, 1976; Евдокимов, 1989; Emanuelsson, 1999 и др.) приводили карту-схему, опубликованную ранее Вацлавом (Václav, 1963). Однако в 90-е годы некоторые уточнения в границы ареала карельской березы внесены словацкими учеными (Pagan, Paganová, 1994) (рис. 33, В), а в 2000-е – финскими (Kosonen et al., 2004; Hagqvist, Mikkola, 2008) (рис. 33, Г).

Таким образом, все авторы, которые исследовали места произрастания карельской березы, сходятся во мнении, что ареал карельской березы является фрагментированным и размещается в бассейне Балтийского моря, преимущественно в северных и восточных районах Европы и только изредка – в центральной ее части.

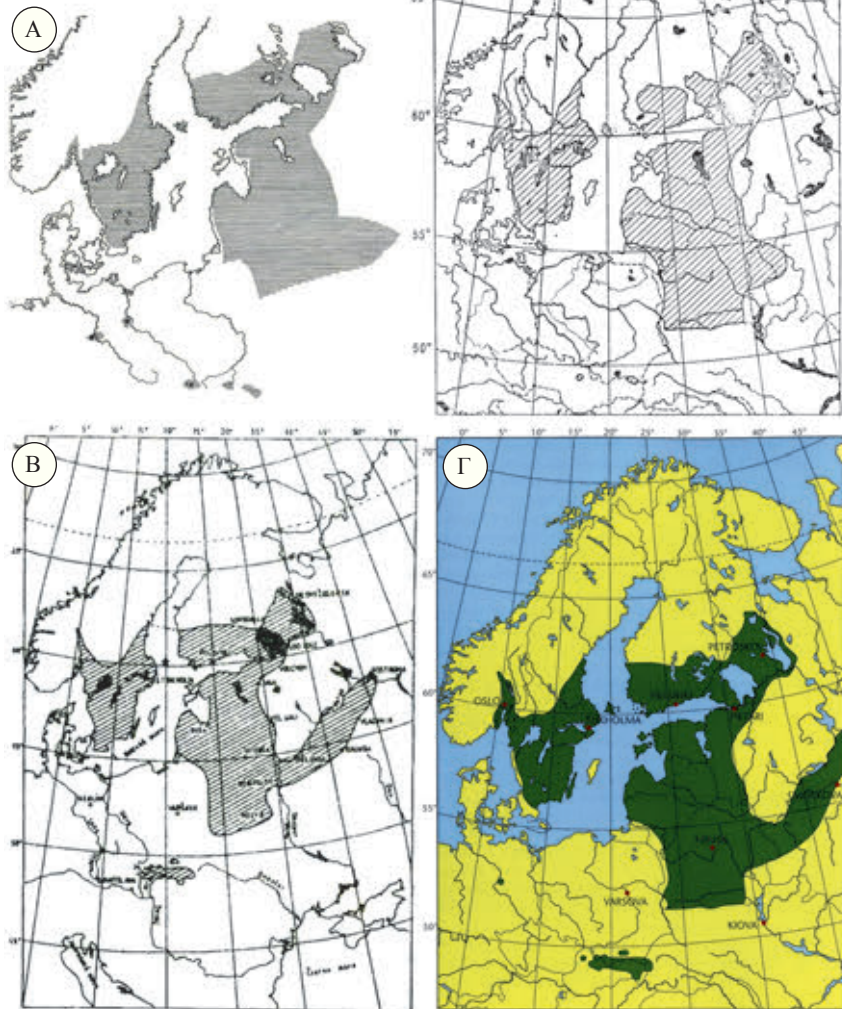
Учитывая постоянное использование ресурсов карельской березы, можно было предположить, что места ее произрастания и частота встречаемости к началу 21-го века могли значительно измениться в сторону сокращения. Поэтому важно дать описание уточненных границ современного ареала карельской березы и провести анализ антропогенной трансформации ее насаждений, наблюдаемой в течение последних десятилетий.

В Норвегии, согласно современным данным (Hodnebrog, 1996a, b), в природных популяциях карельская береза произрастает преимущественно в юго-восточной части страны (Østlandet) (рис. 34, табл. 1), хотя имеются сведения, что на севере она доходила до Гюдбрансдалена (Gudbrandsdalen), изредка встречалась в южной части (Sørlandet) и на юге западной части страны (Vestlandet). Деревья обычно растут на значительном расстоянии друг от друга, но иногда встречаются относительно большими группами.

В Швеции в середине 20-го столетия наибольшие ресурсы карельской березы располагались в провинциях Верmland (Värmland), Уппланд (Uppland) и Смоланд (Småland) (Johnsson, 1951; Lindquist, 1954). По данным авторов, она не была известна ни

Рис. 33. Ареал карельской березы:

А – по: Scholz, 1963a; Б – по: Václav, 1963; В – по: Pagan, Paganová, 1994; Г – по: Kosonen et al., 2004; Hagqvist, Mikkola, 2008



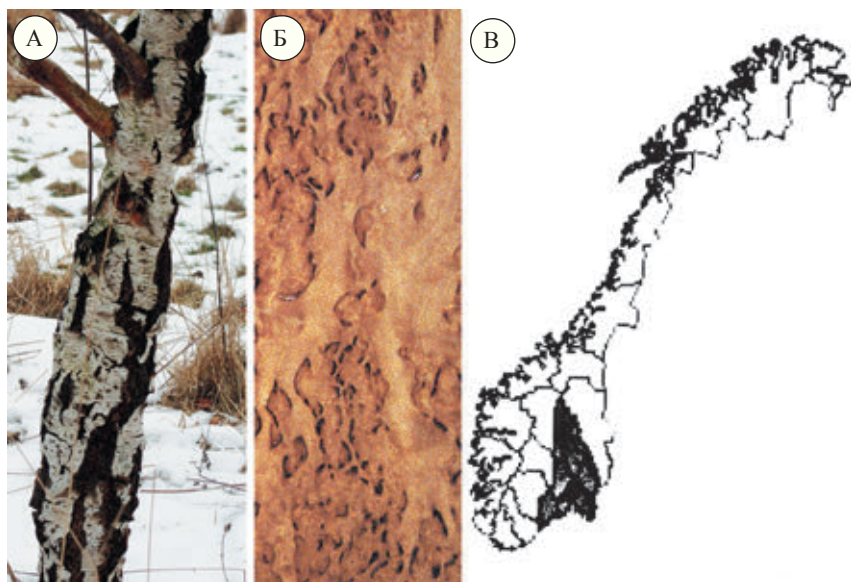


Рис. 34. Карельская береза в Норвегии (А), текстура ее древесины (шпон) (Б) и встречаемость в природных условиях (выделено темным цветом) (В) (по: Hodnebrog, 1998)

в Норрланде (Norrländ) (северная часть Швеции), ни в Сконе (Skåne) (южная часть Швеции). Некоторые авторы (Saarnio, 1976, 1980; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989; Pagan, Paganová, 1994) считали, что территория естественного произрастания карельской березы в Швеции захватывает и ее южные районы (табл. 1).

Позднее, в 1990-е и 2000-е годы, в рамках активно развивающегося международного сотрудничества появилась возможность осуществить научные экспедиции с участием специалистов из разных стран (Финляндии, Швеции, Норвегии, Дании, России и Республики Беларусь) по изучению мест произрастания карельской березы на территории Северной Европы и в Республике Беларусь (Ветчинникова и др., 1998; Martinsson, Vetchinnikova, 1999; Emanuelsson, 1999; Побирушко и др., 1999). Так, в окрестностях г. Стокгольма в районе Елбода (Elboda) в природной популяции было обнаружено около 80 деревьев на площади 0,5 га (Ветчинникова и др., 1998). Диаметр большинства из них варьировал от 10 до 16 см, у одного дерева он 80

Таблица 1. Карельская береза в Северной Европе

Район	Количество деревьев, площадь насаждения	Источник сведений
НОРВЕГИЯ		
Юго-восток страны (Østlandet), на севере до Гюдбрансдален (Gudbrandsdalen), в южной части (Sørlandet и Vestlandet)	Единичные	Ruden, 1954, Hodnebrog, 1996a, b
ШВЕЦИЯ		
Провинции Верmland (Värmland) Уппланд (Uppland) Смоланд (Småland)	Единичные	Johnsson, 1951; Lindquist, 1954
Окрестности г. Стокгольма (Stockholm), г. Уппсала (Uppsala)	125 шт. на 0,5 га	Ветчинникова и др., 1998
Провинция Сконе (Skåne)	87 шт.	Emanuelsson, 1999; Побирушко и др., 1999
ФИНЛЯНДИЯ		
Южная и юго-восточная часть	Единичные	Heikinheimo, 1951; Hintikka, 2008
Горные хребты южной Тавастландии (Tavastland)	Единичные	
Самая северная точка у озера Утаярви (Utäjarvi)		
От г. Тампере (Tampere) до Хямеэнлинна (Hämeenlinna)	~ 100 шт.	Hagqvist, Mikkola, 2008
В районе оз. Пайянне (Päijänne), в Сюсмя (Sysmä) и Падасйоки (Padasjoki)	Единичные	Hagqvist, Mikkola, 2008
Южное и Восточное Саво (Savo)	Единичные	Kosonen et al., 2004; Hagqvist, Mikkola, 2008
Северное Саво (Pohjois-Savo) в Карттула (Karttula) и Нильсия (Nilsia)	1 шт. и вегетативное потомство	Mikkela, 1992
Северная Карелия (Pohjois- Karjala): в окрестностях г. Йоэнсуу (Joensuu)		
Пункахарью (Punkaharju) (триплоидная форма Olli)	Единичные	Rönne, 2005, устное сообщение
Утаярви (Utajärvi) и вдоль реки Оулуйоки (Oulujoki)	Единичные	
Юго-западная и южная части Уусимаа (Uusimaa)	Единичные	
ДАНИЯ		
Ютландия (Jutland)	1 шт.	Rönne, 2005, устное сообщение
Зеландия (Zealand)	2 шт.	

достиг 28 см. Преобладали деревья короткоствольной формы роста. Однако более половины из них (57 %) находились в ослабленном состоянии, что, вероятно, обусловлено высоким уровнем грунтовых вод на этом участке. Хорошее состояние зарегистрировано только у 9 % деревьев, 20 % были очень слабыми, а 14 % – засохшими. В природной популяции провинции Вестергётланд (Västergötland) вблизи Ремнингсторпа (Remningstorp) (рис. 35, А) доля особей с явно выраженными признаками карельской березы составила около 10 %. Естественное возобновление на этих участках отсутствовало. В дальнейшем обнаружено еще 45 деревьев в центральной части Швеции и 87 – в юго-восточной, что расширило представление о ресурсах и встречаемости карельской березы на территории Швеции (Emanuelsson, 1999; Побирушко и др., 1999). Показано, что в Швеции естественные запасы карельской березы составляют не менее 10 тыс. м³ и более широкое распространение она получила в Уппланде, т. е. в юго-восточной части страны (рис. 35, Б). Здесь

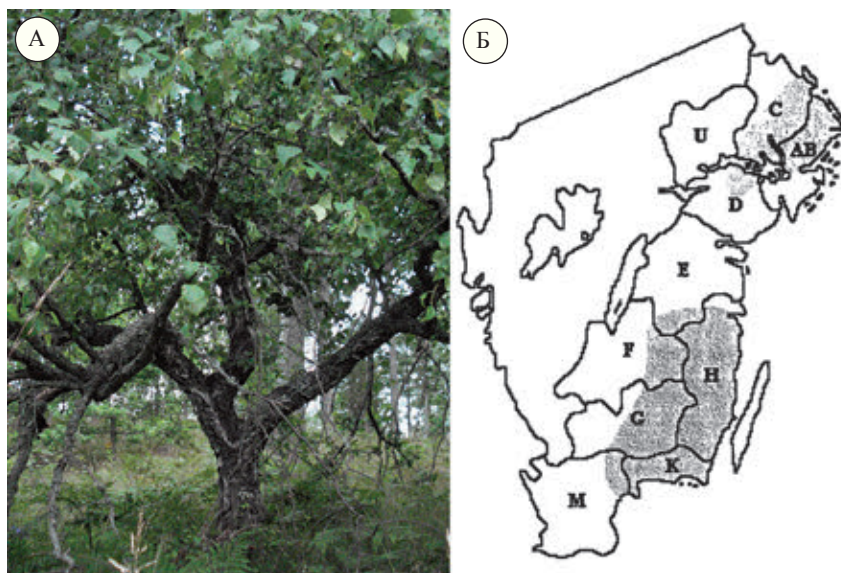


Рис. 35. Карельская береза (окрестности г. Шовде (Skövde), провинция Вестергётланд) (А) и ее встречаемость в природных условиях Швеции (Б) (выделено темным цветом) (по: Emanuelsson, 1999)

она встречается в мелколесье (68 % местонахождений), на нелесных землях (пастбищах или сенокосных угодьях), обочинах дорог (17 %), а также на приусадебных участках (15 %). В силу высокой зависимости от условий освещенности и слабой конкурентоспособности карельская береза обнаруживается на обочинах дорог и на опушках леса.

В Финляндии первым исследователем, который обратил внимание на карельскую березу, считается Хинтикка (Hintikka, 1916, 1922, 1936). В рукописи, подготовленной в 1941 г., им дано подробное описание мест произрастания карельской березы, обнаруженных в период 1910–1930-х гг. (Hintikka, 2008). Начиная с 30-х годов большой вклад в изучение природы карельской березы и разработку способов ее выращивания внес Хейкинхеймо (Heikinheimo, 1933, 1951, 1958). Естественный ареал карельской березы в Финляндии в начале 20-го века простирался по всей южной и юго-восточной части ее территории (рис. 36) и особенно на горных хребтах южной Тавастландии (Tavastland) (Heikinheimo, 1951; Hintikka, 2008). По данным Саарнио (Saarnio, 1976), произрастание карельской березы распространяется до губерний Уусимаа (Uusimaa) и Хяме (Häme) (ранее Тавастландия), а также в Южной Карелии (Etelä-Karjala) и Восточной Саво (Savo). Здесь она обнаруживалась в местах бывших сельхозугодий, на пастбищах, а также вдоль берегов лесных озер.

К началу 21-го века ареал карельской березы здесь значительно сократился: в природных условиях она встречается довольно редко в южной части Финляндии (Hämet-Ahti et al., 1989, 1992; Mikkela, 1992) (рис. 33, Г), а также местами – в восточной Финляндии и на островах ее южной части (Flora Nordica, 2000). Наибольшие ресурсы карельской березы имеются на территории между Тампере (Tampere) и Хямеэнлинной (Hämeenlinna), в Сюсмья (Sysmä) и Падасйоки (Padasjoki), а также в районе озера Пяйянне (Päijänne) (Hagqvist, Mikkola, 2008). Единичные экземпляры могут быть в районах Южного и Восточного Саво. На северной границе Северного Саво (Pohjois-Savo) карельская береза встречается в районах Карттула (Karttula) и Нильсия (Nilsia), а в Северной Карелии (Pohjois-Karjala) – в окрестностях г. Йоэнсуу (Joensuu) (Kosonen et al., 2004; Hagqvist, Mikkola, 2008). Здесь, в районе Пункахарью

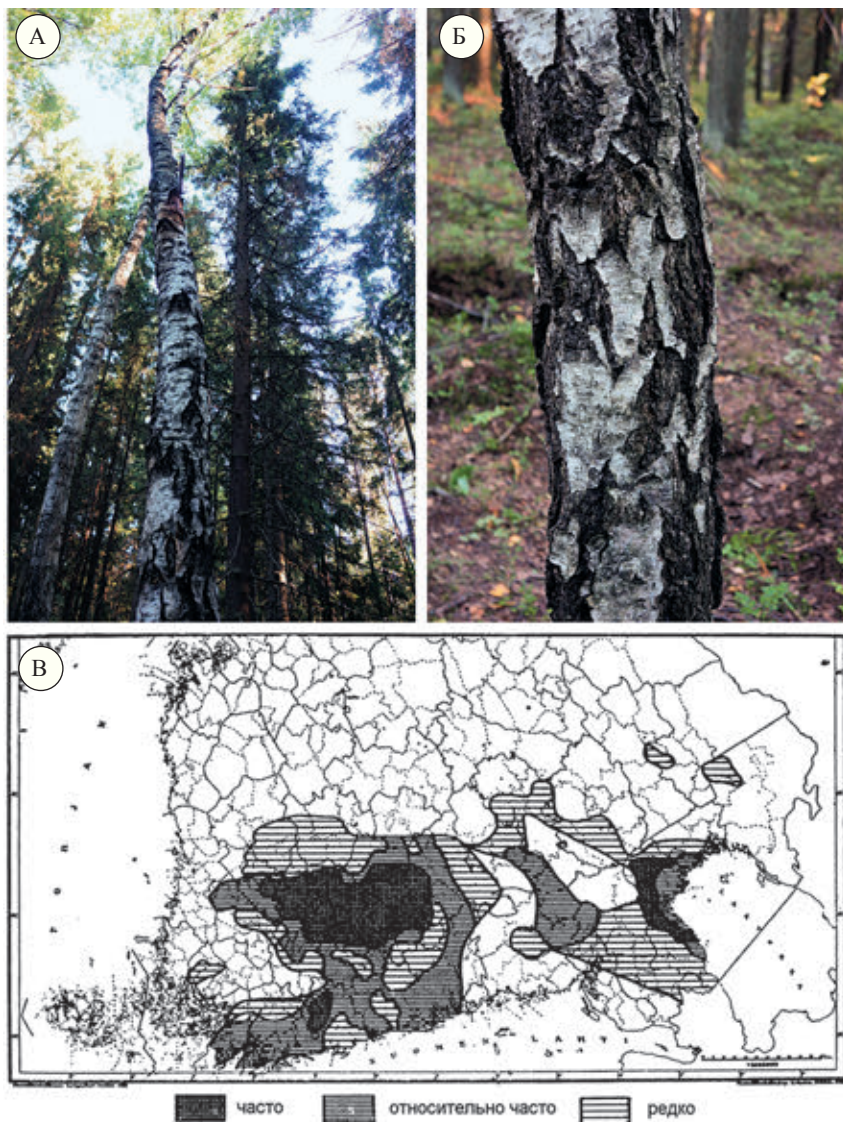


Рис. 36. Карельская береза в природных условиях Финляндии (А, Б) и частота ее встречаемости в 30-е годы (В) по Хейкинхеймо, 1933 (цит. по: Hagqvist, Mikkola, 2008)

(Punkaharju), в 1947 г. при проведении инвентаризации ресурсов карельской березы была обнаружена редкая триплоидная форма, получившая название Olli в честь своего первооткрывателя Olli Heikinheimo (Mikkilä, 1992). К настоящему времени возраст этого дерева составляет около 100 лет. Потомство, полученное от него в 1964 г., было высажено в разных районах Финляндии (рис. 37).

Самые северные пункты в Финляндии, где встречаются единичные деревья карельской березы, располагаются в районе Утайярви (Utajärvi) и вдоль реки Оулуйоки (Oulujoki) (Heikinheimo, 1951). В юго-западной Финляндии и южнее Уусимаа к настоящему времени карельская береза практически не встречается.

Тем не менее само название «карельская береза» в определенной степени отражает национальную самобытность населения, проживающего не только в Республике Карелия, но и на территории Финляндии. Не случайно она воспета в карело-финском эпосе «Калевала» (Kosonen et al., 2004). Благодаря своей исключительной ценности, обусловленной особыми декоративными свойствами и прочностью, а



Рис. 37. Один из потомков триплоидного дерева карельской березы «Olli» (60 км к северу от г. Хельсинки, Финляндия)

также популярностью изделий из карельской березы, она воспринимается как своеобразный символ и бренд, влияющий на представления многих людей о Финляндии. До сих пор здесь она активно используется в интерьере и для изготовления сувенирной продукции (рис. 38).

О сокращении природных ресурсов карельской березы в Финляндии было известно уже в первой половине 20-го века (Hintikka, Soinne, 1937; Hagqvist, Mikkola, 2008), однако в результате активного искусственного воспроизводства ее ресурсов именно Финляндия до сих пор остается основным экспортером этой ценной породы на мировом рынке. Большим спросом пользуются также семена и саженцы карельской березы финского происхождения.

В 1956 г. в Финляндии было организовано Общество карельской березы («Visaseura»), призванное способствовать ее изучению и разведению, а также координировать деятельность научных, ле-



Рис. 38. Карельская береза в Финляндии как элемент современного интерьера (А–В) и сувенирной продукции (Г–Е)

сохозяйственных организаций и лиц, заинтересованных в ее выращивании. В 1980 г. в Финляндии карельская береза была объявлена деревом года (Pätiälä, 1980). В 1982 г. по инициативе этого общества в специальном выпуске *Folia Forestalia* (Etholén, Huuri, 1982) была опубликована библиография работ по карельской березе.

Территория Дании находится на западном побережье Балтийского моря, в бассейне которого располагается ареал карельской березы. Поэтому карельская береза вполне могла быть компонентом местной дендрофлоры, дополняя своим присутствием широколиственные леса. К настоящему времени в природных условиях Дании сохранилось три известных дерева карельской березы (табл. 1, рис. 39).

На территории этой страны карельская береза представлена также в дендрарии университета г. Копенгагена, в коллекции которого имеются семь деревьев, выращенных из саженцев финского происхождения (возраст около 80 лет), и два дерева – шведского происхождения (возраст около 60 лет).

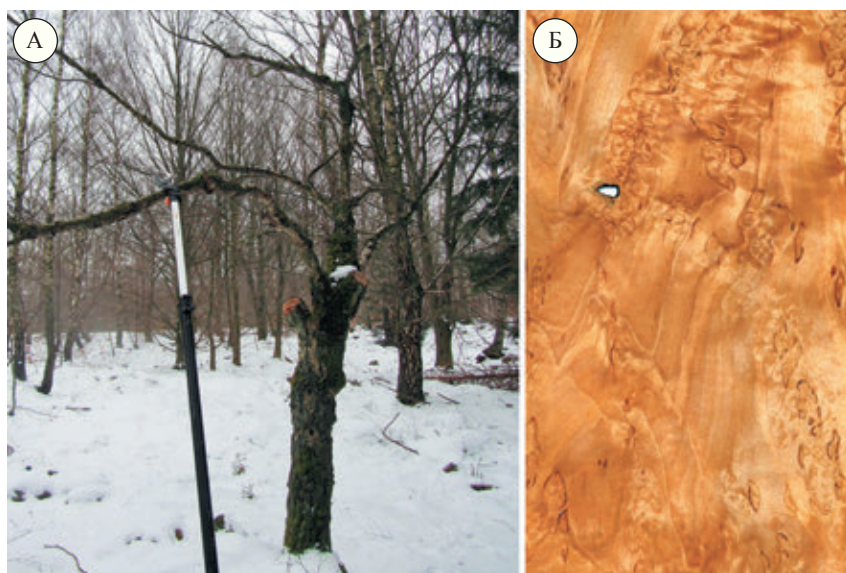


Рис. 39. Карельская береза в природных условиях Дании (А) и текстура ее древесины (шпон) (Б) (окрестности г. Копенгагена)

По всей вероятности, карельская береза когда-то произрастала и в Центральной Европе: в Германии, Польше, Чехии и Словакии (табл. 2). Однако в настоящее время вследствие высокой плотности древесных насаждений здесь она практически отсутствует. Более того, при прореживании насаждений она из-за низкой продуктивности часто вырубалась: иногда ее отмечали в поленищах дров, например, в районе Шорфхайде (Schorfheide) в Германии (Scholz, 1963a).

Таблица 2. Карельская береза в Центральной Европе

Район	Количество деревьев, площадь насаждения	Источник сведений
ГЕРМАНИЯ		
Шорфхайде (Schorfheide) Крёхерн (Cröchern) г. Вальдзиверсдорф (Waldsieversdorf)	Единичные	Scholz, 1963a
ПОЛЬША		
В долине реки Дунаец, вблизи от д. Тылманнова (Tylmannowa)	~ 8,5 га	Scholz, 1963a
Темнокорая карельская береза	Единичные	Jakuszewski, 1966
ЧЕХИЯ		
Вблизи д. Ясенка (Jasenka)	Единичные	Hejtmánek, 1957
В районе г. Всетина (Vsetín)	Единичные	Václav, 1961
СЛОВАКИЯ		
На северо-востоке, местами – на востоке, изредка – на западе	Единичные	Scholz, 1963a; Pagan, Paganová, 1994
Лесхоз Бардеёв (Bardejov) вблизи д. Обручне (Obručné)	Единичные	Scholz, 1963a
Между Дукласом (Duklas) и Свидник (Svidník)	Единичные	Scholz, 1963a
Лесхоз Улич (Ulič)	Единичные	

Согласно данным Шольца (Scholz, 1963a), на территории Германии карельская береза встречалась в ее восточной части, но к середине 50-х годов здесь сохранилось всего два дерева. Одно из них было обнаружено вблизи м. Крёхерн (Cröchern), а другое в районе г. Вальдзиверсдорф (Waldsieversdorf).

На территории Польши карельская береза долго оставалась неизвестной породой, хотя попытки ее найти неоднократно предпринимались. Только в 1961 г. в долине реки Дунаец в подножии высокого-

рья Горце вблизи от д. Тылманнова (Tylmannowa) она была обнаружена в насаждении березы (общей площадью 8,5 га), в котором доля карельской березы составляла почти 85 % (Scholz, 1963a). Этот участок входил в состав так называемого «крестьянского леса», который служил в качестве лесного пастбища и для удовлетворения спроса на дрова. Здесь встречались как прямоствольные деревья, так и искривленные. Часть из них имела порослевое происхождение (вокруг пня ранее срубленного дерева). В единичных экземплярах здесь также была обнаружена темнокорая карельская береза. По данным других авторов (Dziewolski, 1960; Jakuszewski, 1966, 1970), карельская береза обнаружена в Подкарпатье. В конце 60-х годов на территории экспериментального лесничества Академии наук Польши «Звежинец» созданы культуры карельской березы (Mejnartowicz, 1979).

Первые сведения о наличии карельской березы в Чехии появились в конце 50-х годов (Hejtmánek, 1957), когда единичные экземпляры были обнаружены вблизи д. Ясенка (Jasenka). Затем Вацлав (Václav, 1961) уточнил данные о местонахождении карельской березы в горной области на высоте 400–500 м н. у. м. на бывших пастбищах в районе г. Всетина (Vsetín) Злинского края.

В Словакии карельская береза встречается преимущественно на северо-востоке, местами – на востоке и изредка – на западе (Scholz, 1963a; Pagan, Paganová, 1994) (рис. 40). На северо-востоке она отмечена в горной части страны (Западные Карпаты), в частности, на территории лесхоза Бардеёв (Bardejov) вблизи д. Обручне (Obručné), а также между Дукласом (Duklas) и Свидник (Svidník) (Scholz, 1963a). В восточной части Словакии карельская береза единично произрастает в горной местности или в редколесьях, где исключена конкуренция между древесными растениями, например, на территории лесхоза Улич (Ulič). Здесь она также встречается группами возле жилых построек и в редких насаждениях, которые возникли после зарастания пастбищ. Отсутствие карельской березы в центральной части Словакии, по всей вероятности, обусловлено наличием здесь крупных лесных массивов, формирующихся преимущественно за счет широколиственных пород (бук, дуб). В Словакии наблюдается типичное для карельской березы формовое разнообразие (Paganová, Pagan, 2011). Высота деревьев высокоствольной формы роста, по



Рис. 40. Встречаемость карельской березы на территории Словакии (по: Pagan, Paganová, 1994)

данным авторов, варьирует от 7 до 18 м, диаметр ствола – от 10 до 50 см. Короткоствольные деревья имеют высоту около 7 м с диаметром 15 см, хотя отдельные деревья этой группы достигают высоты 13 м и имеют диаметр до 43 см. Кроме того, на территории Словакии среди высокоствольных форм встречается темнокорая карельская береза, которая обнаружена здесь на девяти из 78 обследованных участков (Pagan, Paganová, 1994). Для сохранения ресурсов карельской березы на территории Словакии на базе Учебного лесхоза Зволленского Технического университета в 1982–1983 гг. были созданы опытные культуры семенного происхождения (Paganová, 2004).

В Эстонии зарегистрировано не более 1000 деревьев карельской березы (Relve, 1998, устное сообщение), которые встречаются на бывших береговых валах, на альварных почвах (коренная порода из известняка, расположенная близко к поверхности земли), каменных грядах и других местах на западном побережье Балтийского моря (табл. 3) (Pork, Sander, 1973; Sibul et al., 2011).

Таблица 3. Карельская береза в Восточной Европе

Район	Количество деревьев, площадь насаждения	Источник сведений
ЭСТОНИЯ		
Западное побережье Балтийского моря	< 1000 шт.	Pork, Sander, 1973
ЛАТВИЯ		
По всей территории	~ 400 шт.	Сакс, Бандер, 1970, 1973; Бандер, 1959; Кундзиньш и др., 1972
Елгавское ЛПХ	150 шт., ~ 15 га	Сакс, Бандер, 1970, 1974б
Ливанское лесничество (район г. Ливаны)	28 шт.	
Лесхоз Иецава (Баукский район)	9 шт.	
В других местах	~ 185 шт.	
ЛИТВА		
В южной части страны	Единичные	Vailionis, 1935; Сакс, Бандер, 1973; Survila, 2004, устное сообще- ние
Кедайняй (Kedainiu) Шальчининкай (Salcininku)		Бачкайтис, 2013, устное сообщение
БЕЛОРУССИЯ		
Минская, Могилевская области	~ 40 тыс. шт.	Побирушко, 1992а, б
Брестская область (Ивацевичский и Пинский районы)	~ 10 га	Соколов, 1959; Лю- бавская, 1966
Гродненская область (Сморгонский р-н)		
Телехановский заказник	> 400 шт., 10,9 га	Шапкин, Казанцева, 1996
УКРАИНА		
Черниговская область	Единичные	Соколов, 1950
Волынская область (Шацкий национальный природный парк)	5 шт.	Тарасевич, 2011
Житомирская область Словечанский лесхоз (Нагорянское лесничество, Можаровское лесничество)	667 шт.	Тарасевич, 2011
	285 шт.	Тарасевич, 2011
Олевский лесхоз (Кишинское лесничество)	1 шт.	Тарасевич, 2011

В Латвии выявлено около 400 растений (Сакс, Бандер, 1973), которые единично или небольшими группами обнаруживались почти по всей территории (табл. 3) (Бандер, 1959; Сакс, Бандер, 1970; Кундзиньш и др., 1972). Самая крупная из них на площади около 15 га (Елгавский леспромхоз) состояла из 150 деревьев 50–60-летнего возраста (Сакс, Бандер, 1970, 1974б). В Ливанском лесничестве (район г. Ливаны) было обнаружено 28 деревьев, в лесхозе Иецава (Баукский район) – 9, в других местах – еще около 185 штук в виде единичных деревьев или групп, представленных 3–5 экземплярами. Согласно К. А. Саксу и В. Л. Бандеру (1975), в лесах Латвии у 200 из 330 древовидных форм карельской березы высота не превышает 10 м. По данным О. М. Шапкина и др. (1996), на территории Елгавского (лесничество Гарожас) и Даугавпилсского (Селенское лесничество) леспромхозов произрастало около 70 деревьев карельской березы высотой 10–15 м в возрасте 60–80 лет. Они встречались в дюнах и на откосах, где почвы преимущественно песчаные. Опыты по выращиванию карельской березы в Латвии были начаты в 1946 г. путем посадки саженцев и посева семян, полученных из Карелии (Заонежский лесхоз): в то время здесь еще не были известны места ее естественного произрастания (Сакс, Бандер, 1970).

В Литве карельская береза впервые была описана Вайлёнисом (Vailionis, 1935). Здесь, согласно данным автора, она произрастала и на песчаных, и на глинистых почвах, но отсутствовала в болотистых местах. Отдельные ее деревья обнаруживались на открытых площадках преимущественно в южной части Литвы (табл. 3). При этом преобладали многоствольные, гнездовидные формы роста, имевшие порослевое происхождение. Высота деревьев в среднем достигала 3–4 м и лишь иногда 6–8 м. Имеющиеся в настоящее время единичные растения характеризуются небольшими размерами и искривленным стволом (Survila, 2004, устное сообщение), но встречаются и довольно крупные деревья (Baskaitis, 2013, устное сообщение) (рис. 41).

На территории Белоруссии карельская береза встречается в Минской, Гродненской, Могилевской и Брестской областях (табл. 3). В 1963 г. обнаружены большие запасы в колхозных лесах Ивацевичского и Пинского районов Брестской области на площади около 10 га, а также в Сморгонском районе Гродненской области (Соколов,



Рис. 41. Карельская береза в Литве (окрестности Шальчининкай (Salcininku) и Кедайняй (Kedainin)) (фото Ю. Бачкайтиса)

1959; Любавская, 1966). По данным В. Ф. Побирušко (1992а, б), карельская береза обнаружена в 30 из 32 физико-географических районов Белоруссии (рис. 42). При этом установлено, что общее число деревьев (около 40 тыс.) значительно превышает их количество, указанное в литературе (15 тыс.). По нашей оценке, они представляют собой наибольшую часть всех мировых запасов карельской березы, имеющих в природных популяциях на начало 21-го века. Места произрастания большинства растений (69 %) карельской березы здесь приурочены к опушкам, редколесьям, а также к бывшим пашням (21 %) (Барсукова, 1987; Pabirushka, 2000). Отдельные деревья и небольшие группы зарегистрированы в придорожных полосах (10 %). Подобные условия являются наиболее благоприятными для роста и размножения карельской березы. Именно поэтому наиболее активное естественное возобновление карельской березы в пределах ее ареала наблюдается в Белоруссии. Здесь она растет преимущественно на сухих супесчано-суглинистых и даже песча-

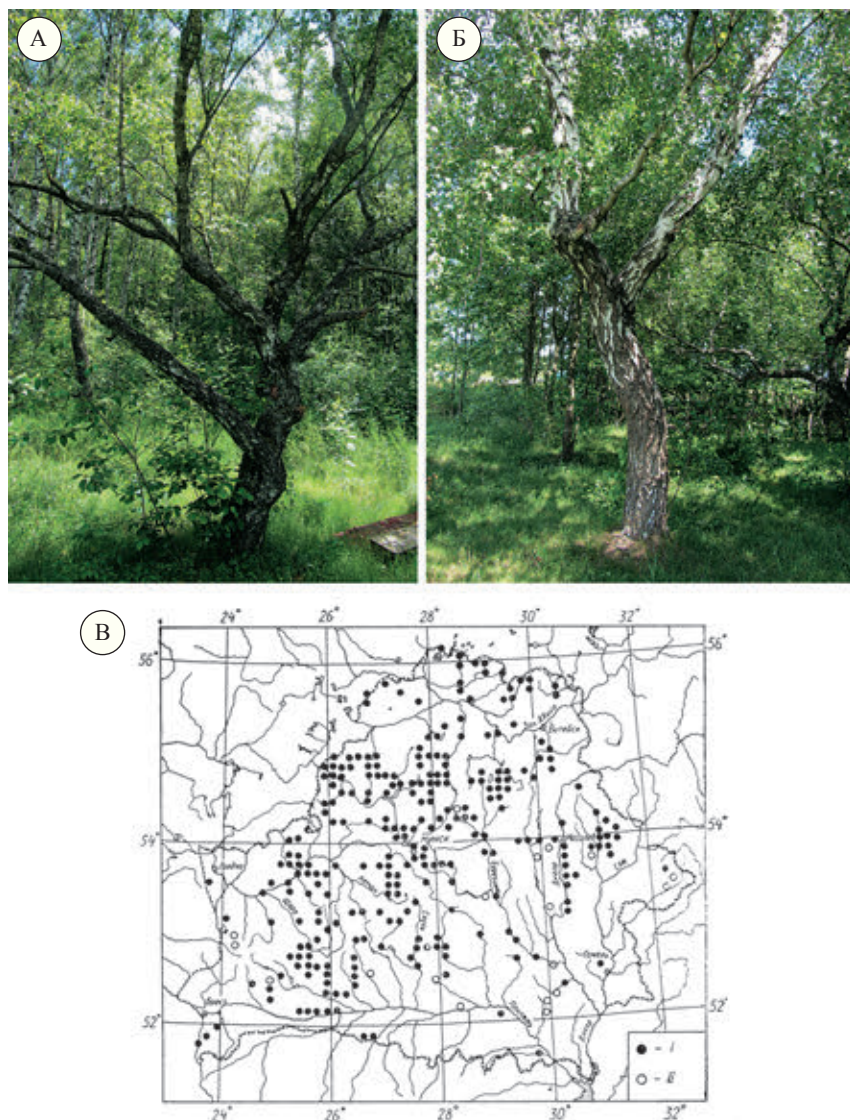


Рис. 42. Карельская береза в природных условиях Республики Беларусь (Минская и Могилевская области) (А, Б) и ее распространение (В) (по: Побирушко, 1992а, б, где I – по данным автора, II – по литературным)

ных почвах (Соколов, 1950). В Белоруссии в 1967 г. на территории колхозных лесов и лесов государственного фонда был создан Телехановский заказник, в котором на площади 10,9 га произрастало более 400 деревьев (Шапкин, Казанцева, 1996).

Что касается Украины, то было высказано предположение, что карельская береза может произрастать в Черниговской области (табл. 3) (Соколов, 1950). Однако в 1988 г. пять деревьев с утолщениями на поверхности ствола были выявлены в Волынской области на территории Шацкого национального природного парка (Тарасевич, 2011). Позднее, в 1995 г., в лесных экосистемах Словечанского гослесхоза (Житомирская область) было обнаружено 50 экземпляров карельской березы (рис. 43), а затем еще 952: в Нагорянском лесничестве – 667 деревьев и в Можаровском лесничестве – 285 экземпляров (Тарасевич, 2011). Не исключено, что часть деревьев, обнаруженная в последние десятилетия в Украине, с признаками грубой коры в нижней части ствола могут быть пламенной березой (*Flammbirke*), а не карельской.



Рис. 43. Карельская береза в Украине (Житомирская область) (фото А. В. Тарасевича)

В нашей стране наибольшее число деревьев карельской березы в природных условиях произрастает на территории Республики Карелия (рис. 44). Единично она встречается в Ленинградской, Смоленской, Костромской, Владимирской, Калужской, а также в Псковской, Новгородской (Соколов, 1975), Брянской и Ярославской (Погиба, Казанцева, 1996) областях (табл. 4).

Места произрастания карельской березы обычно приурочены к местам бывших пашен или подсек, к опушкам насаждений, редколесью или рединам, к промежуткам среди сельскохозяйственных угодий; в Карелии – в местах каменистых россыпей, скалистых обнажений, по склонам, покрытым валунами, где мало распространены другие древесные породы и, следовательно, ярко выраженных конкурентных взаимоотношений между породами нет (Соколов, 1950).

Первые краткие сведения о наличии карельской березы в лесах Карелии относятся к середине 18-го столетия (Соколов, 1938) без указания мест, где именно на территории бывшей Олонецкой губернии она встречается.

Исследования, проведенные Н. О. Соколовым (1970), позволили выявить наличие карельской березы в 75 местах южных районов Карелии с общим числом деревьев с явно выраженными признаками около 5 тыс. экземпляров. Места произрастания карельской березы, указанные в более ранних описаниях (Соколов, 1950, 1959), перенесены нами на карту Карелии соответствующего периода, т. е. 30-х годов 20-го века (в пределах Карело-Финской АССР) (рис. 44, Б). К этому побудили определенные причины. С течением времени изменилась схема административно-территориального деления Карелии, исчезли некоторые населенные пункты, к которым была сделана привязка местонахождения популяций или отдельных деревьев карельской березы. Кроме того, изменилась линия государственной границы с Финляндией и т. д. Позднее единичные деревья карельской березы были обнаружены в Сортавальском районе (Соколов, 1950, 1959).

К концу 20-го века северная граница ареала карельской березы на территории Карелии проходила немного южнее г. Медвежьегорска – примерно на 63° с. ш. (рис. 44, В). Восточная граница тянется от

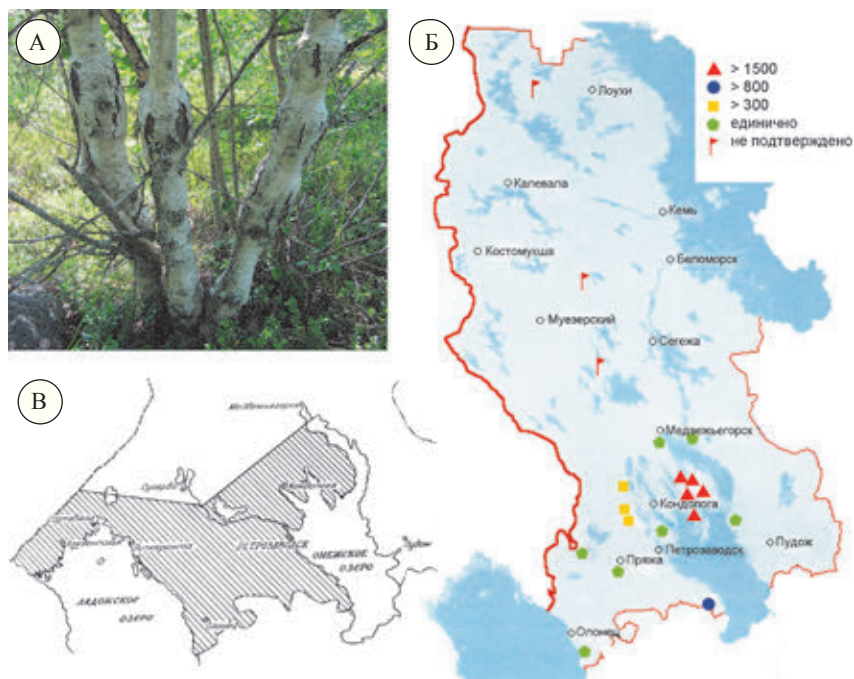


Рис. 44. Карельская береза (А) и ее природные популяции на территории Карелии в 30-е годы по данным Н. О. Соколова (1950) (Ветчинникова, 2005) (Б) и в 70-е годы по В. И. Ермакову (1986) (В)

с. Шуньга через с. Великую Губу, Киж и Сенную Губу к г. Петрозаводску (Ермаков, 1986). Затем граница ареала проходит по западному берегу Онежского озера на с. Вознесенье (Ленинградская обл.). Западная граница ареала карельской березы из Медвежьегорского района опускается в Кондопожский, через Мунозерский кряж на д. Соддер и далее в Прионежский район и Ленинградскую область. Здесь карельская береза лесов также не образует и встречается в древостоях лиственных пород в виде групп или отдельных деревьев. В одних популяциях количество сохранившихся растений карельской березы исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и редко сотнями особей (см. гл. 3), поэтому запасы ее ограничены, а ареал является локальным и прерывистым.

Таблица 4. Карельская береза в России

Район	Количество деревьев, площадь насаждения	Источник сведений
РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ		
В 75 местах южных районов (Заонежье, Каккорово, Мунозерский кряж, Спасская Губа)	> 5 тыс. шт.	Соколов, 1970
ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Рощинский район Сланцевский лесхоз	Единичные	Соколов, 1950; Толстопятенко, 1967
КОСТРОМСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Судиславский район Урочище «Климцево»	58 шт.	Багаев, 1963
ВЛАДИМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Район г. Коврова Совхоз «Ковровский»	~ 230 шт., 15 га 187 шт.	Шапкин и др., 1996 Гусев, 1980, устное со- общение
КАЛУЖСКАЯ ОБЛАСТЬ		
В окрестностях г. Спас-Деменска	Единичные	Шапкин и др., 1996
Павлинское лесничество	165 шт.	Казанцева, 1997
СМОЛЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Смоленская область	Единичные	Соколов, 1975; Погиба, Казанцева, 1996
Глинковский район Ст. Добромно	35 шт.	Глушенко, Меренков, 1988, устное сооб- щение
Шумяческий и Хиславичский районы	Единичные	
ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Псковская область	Единичные	Соколов, 1975; Погиба, Казанцева, 1996
НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Новгородская область	Единичные	Соколов, 1975; Погиба, Казанцева, 1996
БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Брянская область	Единичные	Соколов, 1975; Погиба, Казанцева, 1996
ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ		
Ярославская область	Единичные	Соколов, 1975; Погиба, Казанцева, 1996

В Ленинградской области (табл. 4) единичные экземпляры карельской березы обнаружены в Рощинском районе (Соколов, 1950), а также на территории Сланцевского лесхоза (Толстомятенко, 1967).

В природных условиях Костромской области карельская береза была обнаружена в 1962 г. в виде единичных деревьев или небольших групп (по 4–5 экземпляров) в возрасте 30–45 лет (Багаев, 1963). Произрастали они на территории Судиславского лесничества на береговой линии р. Корбы в окрестностях д. Климцово. Высота деревьев семенного происхождения составляла от 8 до 18 м, диаметр от 14 до 26 см. Растения, имевшие порослевое происхождение, характеризовались искривленными стволами и небольшой высотой. На основании исследований урочище «Климцево» Судиславского района Костромской области, в котором было отобрано 58 плюсовых деревьев карельской березы, получило статус памятника природы.

Во Владимирской области карельская береза в количестве около 230 экземпляров была зарегистрирована в лесах совхоза «Ковровский», где на площади 15 га она встречалась либо одиночно, либо небольшими группами в возрасте от 40 до 60 лет (Шапкин и др., 1996).

В Калужской области семена карельской березы собирали в 1970 г. в окрестностях г. Спас-Деменска (Шапкин и др., 1996).

Следует отметить, что при интродукции она хорошо растет и на Кольском полуострове (67° с. ш.) (Александрова, Кузнецова, 1975), и в Узбекистане (40° с. ш.) (Яскина, 1968, 1972, 1973) (табл. 5). Потомство карельской березы, выращенное в условиях, резко отличающихся от естественного ареала, сохраняет свои оригинальные декоративные признаки узорчатой древесины. Со второй половины 20-го века карельская береза активно выращивается в Московской области (Любавская, 1966), на Урале (Махнев, 1982), в Башкортостане (Байбурина, 1998), в Омской области (Суходольский, 1971), в Воронежской (Попов и др., 1996) и Кировской областях (Козьмин, 1988), в Республике Марий Эл, Ульяновской области (Хакимова, 2002, 2004) и ряде других, а также в Украине (Литвак, 1968; Молотков, 1984) и в некоторых других странах СНГ.

Таблица 5. Интродукция карельской березы в России и странах СНГ

Район	Количество деревьев, площадь насаждения	Источник сведений
РОССИЯ		
Архангельская область	500 га	Багаев, 1963
Воронежская область		Попов и др., 1996
Кировская область		Козьмин, 1988
Костромская область		Багаев, 1963
Московская область		Любавская, 1966
Мурманская область		Александрова, Кузнецова, 1975
Нижегородская область	3 га, 210 шт.	Горелов и др., 2011
Омская область (Муромцевское и Артынское лесничества)		Суходольский, 1971
Свердловская область	~ 30 шт.	Махнев, 1982
Ульяновская область (Кузоватовский лесхоз)		Хакимова, 2004
Республика Башкортостан	~ 300 шт.	Байбурина, 1998
Республика Марий Эл (уч.-оп. лесхоз, бот. сад МарГТУ, Мушмаринский питомник и Яльчинское лесничество)		Хакимова, 2002, 2004
СТРАНЫ СНГ		
Украина	25 шт.	Литвак, 1968
Житомирская область (Березовский, Малинский и Овруцкий лесхозы)		Молотков, 1984
Харьковская область (Даниловский опытный лесхоз)		
Узбекистан (Самаркандский лесхоз)		Яскина, 1968, 1972, 1973

Первые опыты по интродукции карельской березы в Московской области из семян, собранных в Карелии, были проведены А. С. Яблоковым в 1947 г. (Любавская, 1966). С 1953 г. сотрудники кафедры селекции и дендрологии Московского лесотехнического института (ныне Московский государственный университет леса) проводят работу по селекции и семеноводству карельской березы с целью ее акклиматизации в центральных областях европейской части России (Любавская, 1966). Здесь из семян (от свободного и контролируемого опыления), собранных в Карелии и Белоруссии в 1950–1965 гг., были созданы опытные культуры общей площадью более 100 га.



Рис. 45. Внешний вид карельской березы, интродуцированной в Мурманской области (г. Апатиты и его окрестности)

Самые северные культуры карельской березы находятся в Мурманской области ($67^{\circ}34'$) (рис. 45). Посаженные в 1955–1958 гг., к 15-летнему возрасту они имели высоту в среднем 3,2 м, диаметр у корневой шейки – 15 см (Александрова, Кузнецова, 1975).

В Сибири опыты по выращиванию карельской березы (карельского и ленинградского происхождения) проведены на территории Муромцевского и Артынского лесничеств (Омская область) (Суходольский, 1971). Морфологические признаки, характерные для карельской березы, у 32,5 % саженцев проявились к шестилетнему возрасту, а у 46,3 % – к девятилетнему. В семилетних культурах максимальная высота растений достигла около 3,5 м, диаметр у корневой шейки – 7,8 см.

В Республике Марий Эл культуры карельской березы представлены на четырех участках: на территории Учебно-опытного лесхоза и Ботанического сада МарГТУ, Мушмаринского питомника и Яльчинского лесничества, а также в Ульяновской области на территории Кузоватовского лесхоза (рис. 46). Общее число деревьев в этих регионах составляет около 350 штук (Хакимова, 2004).

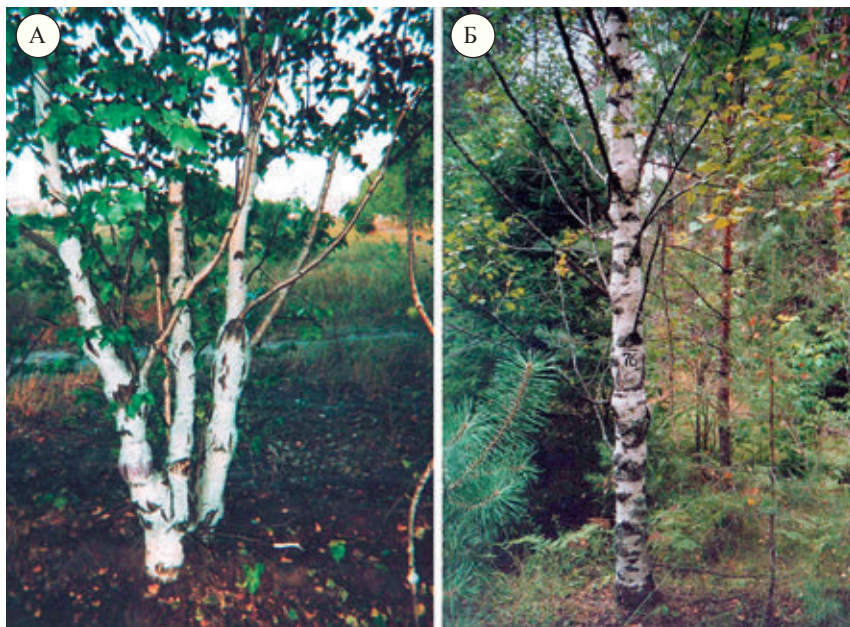


Рис. 46. Карельская береза в Ульяновской области (А) и Республике Марий Эл (Б) (фото З. Г. Хакимовой)

А. В. Козьминим (1988) в культурах карельской березы, созданных в Воронежской области, обнаружено триплоидное дерево карельской березы (первое в России и второе в мире), подтвержденное цитологическими исследованиями (Буторина и др., 1991). По данным автора, это дерево в возрасте 13 лет превышало средние показатели деревьев в культурах по высоте на 23 %, по диаметру – на 59 %, по протяженности рисунка по стволу – на 41 %, по ширине листовой пластинки – на 41 %, по длине листа – на 33 %, по ширине соплодий – на 35 %. Семена также имели более крупные размеры, но их всхожесть составила всего 1 %.

Таким образом, карельская береза произрастает преимущественно в Северной и Восточной Европе, местами – в Центральной Европе. Наиболее крупные ее насаждения размещаются на территории Республики Беларусь, России, Финляндии и Швеции. Она также встречается в Норвегии, Польше, Словакии, Украине,

Эстонии, Латвии, изредка – в Дании, Германии, Чехии и Литве. Ареал карельской березы является фрагментированным, приуроченным к определенным природно-климатическим условиям: с севера он ограничивается 63° с. ш. (Россия, Республика Карелия), на юге – 48° с. ш. (Словакия), с запада – 10° в. д. (Дания) и с востока – 40° в. д. (Россия, Костромская область). Лесов карельская береза не образует. Произрастает одиночно или небольшими группами преимущественно в местах, хорошо освещенных, и поэтому чаще обнаруживается на обочинах дорог, на опушках леса и на каменистых почвах.



Глава 3

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ И ОПЫТ ЕЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

3.1. История изучения карельской березы и опыт создания лесных культур

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti давно стала в общественном сознании россиян одним из символов Республики Карелия. Ее исторически сложившееся название, очевидно, связано с названием местности, где она впервые была обнаружена и использована для поделок мастерами-краснодеревщиками (с давних времен красивая и прочная древесина карельской березы применялась для изготовления бытовой утвари, посуды, ручек ножей и т. д.). Постепенно изделия, выполненные из необычной древесины, были оценены высшим сословием и из простых крестьянских изб стали перевозиться в город в дома состоятельных людей. Диваны, кресла, шкафы, выполненные из карельской березы, неоднократно описывались в произведениях классиков русской литературы. Широкой популярностью как в России, так и за ее пределами пользовались изделия, выполненные карельским кустарем-краснодеревщиком А. С. Гайдиным из деревни Юситинской Толвуйской волости (ныне Заонежье), который с 1890 по 1915 г. делал из карельской березы шкафы, ломберные столики, стулья, кресла, письменные столы и т. д. (Соколов, 1950).

Целенаправленное изучение карельской березы и поиск путей увеличения ее ресурсов начались относительно недавно – только в 20–30-е годы 20-го века, причем почти одновременно в Финляндии и Карелии. Но именно в Республике Карелия все эти годы карельская береза оставалась предметом особого внима-

ния в силу понимания необходимости ее сохранения и воспроизводства, а также предотвращения незаконных рубок, ведущих к неконтролируемому сокращению ресурсов этой высокоценной породы.

В целом в рамках последнего столетия условно можно выделить три периода в истории изучения и воспроизводства карельской березы на территории Республики Карелия.

Первый период (довоенный, советский). К началу 20-го века о наличии карельской березы в Карелии было широко известно за ее пределами, однако отсутствовало описание мест, где именно и как часто на территории республики (бывшей Олонецкой губернии) она встречалась (Соколов, 1950). Первая справка с перечнем мест в Карелии, где заготавливалась карельская береза или имелись несрубленные деревья, была составлена только в 1926 г. в Заонежье жителем района С. И. Синявиным – искусным мастером, под руководством которого в 1935 г. в Заонежском районе была организована специальная артель-школа «Карельская береза» по изготовлению мебели и различных изделий, привлекающих к себе внимание и вызывающих заслуженное восхищение.

Начиная с 1928 г. по инициативе известного лесоведа, академика В. Н. Сукачева карельская береза стала объектом работы аспиранта Н. О. Соколова – выпускника Ленинградской лесотехнической академии. Приехав в Карелию, совместно с работниками лесхозов он непосредственно участвовал в организации и проведении первых поисковых работ по выявлению мест произрастания карельской березы в различных районах Карелии. В результате было описано более 4 тыс. деревьев карельской березы и поставлен вопрос о ее разведении.

Пионерскими для России явились работы по размножению карельской березы семенами, начатые также Н. О. Соколовым в 1931 г. на территории заповедника «Кивач». В 1934 г. им были созданы первые лесные культуры карельской березы на территории Петрозаводского, а в 1939 г. – Заонежского лесхоза. Они послужили началом целенаправленного изучения биологических особенностей тогда еще малоизученной породы, но уже имеющей спрос на мировом рынке в качестве древесного сырья.

В 1939 г. Совет народных комиссаров Карельской АССР издал специальное постановление, в котором объявил карельскую березу особо охраняемой породой. Были запрещены рубки карельской березы, начаты работы по ее инвентаризации и воспроизводству.

Непоправимый ущерб карельской березе был нанесен в годы Великой Отечественной войны: интенсивные рубки в этот период привели к значительному сокращению ее ресурсов. Особенно сильно при этом пострадали семенные участки карельской березы в бывших тогда Заонежском, Петровском, Шелтозерском, Ведлозерском и Пряжинском районах, где наилучшие по высоте и текстуре древесины семенные деревья были вырублены и вывезены.

Важным результатом данного периода в истории изучения карельской березы явилась монография Н. О. Соколова «Карельская береза», опубликованная позднее, в послевоенный период, в 1950 г.

Таким образом, период времени, предшествующий началу Великой Отечественной войны, был связан с активным выявлением мест произрастания карельской березы и созданием первых опытных участков и лесных культур с целью изучения возможности размножения ее семенами и сохранения в потомстве признаков узорчатой текстуры древесины. Однако за время войны ресурсы карельской березы существенно сократились.

Второй период (послевоенный, советский) характеризовался активизацией работ по изучению биологических особенностей карельской березы и воспроизводству ее ресурсов с созданием производственных лесных культур. Надо отметить, что первоначально культуры карельской березы создавались путем подготовки площадок для содействия естественному возобновлению или посевом семян, собранных со случайно выбранных деревьев. Для отработки агротехнических приемов использовали разные типы почв, различные нормы высева, отличающиеся способами заделки семян и сроками посева, а также густотой посадки в расчете на 1 га.

Однако проводимые в этот период мероприятия не смогли кардинально изменить положение дел с карельской березой. Поэтому специальным постановлением Совета Министров КАССР от

3 марта 1969 г. № 108 «О мерах по увеличению в республике промышленных запасов древесины карельской березы» она была объявлена древесной породой, подлежащей тщательной охране и широкому производству лесных культур. Результатом этих решений явилась организация специализированных хозяйств по разведению карельской березы в Заонежском лесхозе, Спасогубском и Рыборецком лесничествах. Были определены задачи и объемы работ на период 1969–1975 гг., направленные на увеличение запасов карельской березы в республике. Лицам, выявившим новые места ее произрастания, установили денежное вознаграждение.

Позднее во исполнение данного постановления в срок до 1 августа 1976 г. Министерство лесного хозяйства КАССР обязали оформить (постановление Совета Министров Карельской АССР от 15 июня 1976 года № 275 «Об организации заказников на территории Карельской АССР») выявленные места произрастания карельской березы в качестве постоянных заказников местного значения. Рубку деревьев карельской березы разрешалось производить в исключительных случаях и/или в порядке санитарных рубок, но только после получения разрешения Совета Министров Карельской АССР.

С целью увеличения производительности искусственного разведения карельской березы посев семян был заменен на предварительное выращивание посадочного материала, сначала в условиях открытого грунта, а с 1972 г. – в условиях защищенного грунта (Ермаков, 1970; Смирнов, Селль-Бекман, 1971; Смирнов, 1973а), что способствовало активизации работ по созданию лесных культур. С 1989 г. для посева стали использоваться гибридные семена, полученные в результате контролируемого опыления деревьев, обладающих наиболее выраженными внешними признаками проявления узорчатой древесины, что позволило значительно увеличить выход «узорчатых» особей в потомстве (Любавская, 1966; Ермаков, 1971, 1986).

В результате с 1970 по 1986 г. в Республике Карелия было создано более 5 тыс. га лесных культур (табл. 6). Надо заметить, что в Финляндии такие объемы культур карельской березы были достигнуты к 2006 г. (Hagqvist, Mikkola, 2008).

Таблица 6. Годы создания и объемы искусственных насаждений карельской березы на территории Республики Карелия

Годы закладки	Площадь, га	Годы закладки	Площадь, га
1934–1952	15,5	1970–1986	5202,0
1953–1955	134,5	1987–2003	17,5
1959–1960	9,0	2004–2007	29,4
1961–1969	141,5	2008–2013	0,0
Всего			5549,4

В период с 1948 по 1986 г. значительное развитие получили научные исследования. Так, к 1949 г. были выполнены детальные анатомо-морфологические (Яковлев, 1949), а позднее – гистологические и цитологические (Барильская, 1978) исследования древесины карельской березы. С начала 60-х годов под руководством и при непосредственном участии В. И. Ермакова в Карелии были начаты многолетние селекционно-генетические исследования, направленные на изучение генетических особенностей карельской березы и увеличение доли узорчатых форм в потомстве, поскольку семенное потомство не всегда сохраняет признаки исходного дерева. Они сыграли важную роль в разработке научных основ и подготовке практических рекомендаций по восстановлению ресурсов карельской березы (Багаев, 1963; Любавская, 1966, 1978; Ермаков, 1971, 1975, 1986; Евдокимов, Смирнов, 1983; Багаев и др., 1985).

К наиболее важным результатам этого периода можно отнести проведение работ по гибридизации берез с участием карельской березы и создание участков испытания гибридных семей (Ермаков, 1983, 1986). Определяющее значение для воспроизводства запасов карельской березы имели разработки по вегетативному размножению лучших («плюсовых») деревьев карельской березы с помощью прививок. Методы прививки карельской березы разрабатывались с 1957 г. в Московском лесотехническом институте А. Я. Любавской и с 1961 г. в Карелии – в Институте леса Карельского научного центра РАН (тогда Карельского филиала академии наук СССР) В. И. Ермаковым. В 80-е годы был накоплен опыт выполнения прививок не только в чисто научных целях, но и для организации лесных плантаций (Ермаков, 1983; Лаур, 1987; Лаур, Тренин, 1993). Создание участков испытания клонов и дальнейшие наблюдения за ними по-

казали, что в результате вегетативного размножения, например, путем прививки побегов карельской березы (привой) на подвой березы повислой или березы пушистой влияние последних исключено, а выше места прививки обязательно формируется узорчатая древесина, по признакам соответствующая привою (см. рис. 23). При этом нижняя часть ствола (подвой) сохраняет признаки прямоволокнистой древесины, свойственной обычной березе.

В 80-е годы под руководством В. И. Ермакова (Ермаков и др., 1991) были проведены исследования по внутри- и межвидовой трансплантации тканей березы и их регенерации при повреждении, которые убедительно доказали генетическое происхождение карельской березы (см. рис. 24–26).

Со второй половины 70-х годов начато целенаправленное изучение физиолого-биохимических особенностей карельской березы (Конина, 1978), которые послужили основой для создания в дальнейшем лабораторной базы по клональному микроразмножению карельской березы (Ветчинникова, 1998).

Для охраны и воспроизводства карельской березы в 1956 г. был создан первый ботанический заказник, площадью 8,3 га, на территории Кондопожского района, а позднее, в 1984 г., и в других районах Карелии (Белоусова, 1987, 1992), общей площадью 40,4 га. Наиболее крупные из них – «Каккоровский» (28,5 га), «Анисимовщина» (6,1 га), «Береза карельская в Спасогубском лесхозе» (5,7 га).

В 1985 г. карельская береза была внесена в Красную книгу Карелии. Результаты исследований по карельской березе, выполненные в Карелии в 70–80-е годы, были обобщены в монографиях В. И. Ермакова «Механизмы адаптации березы к условиям Севера» (1986) и В. И. Ермакова, Л. Л. Новицкой и Л. В. Ветчинниковой «Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении» (1991).

Таким образом, во второй период (послевоенный, советский) в процессе изучения и воспроизводства карельской березы в Республике Карелия были достигнуты значительные результаты. Селекционно-генетические исследования, направленные на увеличение доли «узорчатых» особей в потомстве карельской березы, сыграли важную роль в разработке научных основ по восстановлению

ресурсов карельской березы. В производственных условиях активно создавались лесные культуры и архивы клонов, началось плантационное выращивание карельской березы. К 1986 г. общая площадь лесных культур составила около 5,5 тыс. га. Вегетативное и семенное потомство плюсовых (лучших) деревьев карельской березы выращивалось на лесосеменных плантациях (42,1 га), из них на площади 0,4 га создан архив клонов от 41 плюсового дерева, 137 деревьев карельской березы были оформлены как плюсовые, выделены плюсовые насаждения (2,1 га).

Третий период (постсоветский). С начала 90-х годов зафиксировано неуклонное сокращение ресурсов карельской березы в Республике Карелия. Общее число ее деревьев в естественных насаждениях сократилось до 1,5–2 тыс., тогда как в середине 20-го века их было около 6 тыс. В 90-е годы резко возросло браконьерство (незаконные рубки), ориентированное на вывоз древесины за пределы республики (по официальным данным только за период 1996–2003 гг. на территории Карелии было вырублено около 1,5 тыс. деревьев различных форм роста и узорчатости), в результате чего в некоторых ботанических заказниках карельская береза оказалась на грани исчезновения, а часть культур, созданных до 80-х годов, из-за отсутствия необходимого финансирования на проведение регулярных уходов по запасам древесины оказалась на среднем или низком уровне. Кроме того, большинство природных популяций карельской березы, а также более 300 га искусственно созданных по возрастной структуре стали спелыми или перестойными. Особое опасение вызывало то, что фактически в пределах всего ареала карельской березы отсутствует ее естественное возобновление.

Тем не менее специалистами Карельского селекционно-семеноводческого центра в этот период велись активные работы по выделению плюсовых деревьев карельской березы и проведению контролируемого опыления с целью получения семян с улучшенными свойствами. На базе лесопитомника «Вилга» Петрозаводского лесхоза выращивался посадочный материал карельской березы с целью восстановления заказников.

Нами было начато опытно-производственное внедрение технологии клонального микроразмножения карельской березы (Вет-

чинникова и др., 1996). В 2004 г. после некоторого перерыва были возобновлены плановые исследования по привлечению современных биотехнологий для воспроизводства ресурсов карельской березы, основанные на получении меристемы и ее производных из вегетативных тканей лучших (плюсовых) деревьев карельской березы.

С 2004 по 2007 г. сотрудниками Карельского селекционно-селекционно-селекционного центра велись активные работы по сохранению генофонда карельской березы и воспроизводству ее ресурсов на территории республики. Проведено обследование состояния природных и искусственно созданных насаждений, налажено получение гибридных семян и выращивание селекционно-улучшенного посадочного материала карельской березы, начато восстановление заказников и посадка лесных культур. Но отсутствие финансовых средств стало причиной временного прекращения этих работ.

Следует сказать, что к началу 21-го века карельская береза в Карелии оказалась под угрозой реального исчезновения, и проблема сохранения и восстановления ее генофонда приобрела особую остроту. Для ее решения была сформирована региональная целевая программа «Сохранение генофонда карельской березы и воспроизводство ее ресурсов на территории Республики Карелия на 2008–2015 годы» (утверждена Постановлением Законодательного Собрания Республики Карелия от 27 ноября 2008 года № 1127-IV ЗС). Однако начало выполнения Программы по сути совпало с мировым и российским финансовым кризисом, что фактически остановило ее уже на старте. Кроме того, до сих пор остается нерешенным и вопрос о выделении земель, находящихся в федеральной собственности, и земель запаса, на которых предполагалось создание лесных культур плантационного типа. Тем не менее, являясь основными инициаторами данной Программы, мы приложили максимум сил для того, чтобы научная работа велась в соответствии с целями и задачами Программы. В частности, важным итогом этих усилий явилось создание *in vitro* коллекции клонов карельской березы вегетативного и семенного происхождения, полученной благодаря внедрению и использованию новейших биотехнологий (клональное микроразмножение) и обеспечивающей сохранение генотипов

лучших деревьев с присущими им признаками узорчатой текстуры древесины, часть из которых уже даже не существует в природе.

Основные результаты исследований этого периода нашли отражение в монографиях В. В. Коровина, Л. Л. Новицкой, Г. А. Курносова «Структурные аномалии стебля древесных растений» (2003) и Л. В. Ветчинниковой «Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты)» и «Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L.», опубликованных, соответственно, в 2004 и 2005 гг. В 2007 г. карельская береза была повторно включена в новое издание Красной книги Республики Карелия. В 2008 г. была издана монография Л. Л. Новицкой «Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий».

Таким образом, можно констатировать, что к настоящему времени проблема сохранения и восстановления генофонда карельской березы в Республике Карелия не только не утратила своей остроты, но скорее, наоборот, приобрела еще больший масштаб и значимость, и в силу этого она требует для своего разрешения целой системы хорошо продуманных и четко спланированных во времени и по ресурсам действий.

3.2. Современное состояние ресурсов карельской березы на особо охраняемых природных территориях

В настоящее время генофонд карельской березы в Республике Карелия сосредоточен преимущественно на территории Медвежьегорского, Кондопожского и Прионежского административных районов. Вполне очевидно, что за последние 100 лет численность и границы природных популяций значительно изменились в сторону сокращения. Тем не менее в целом основные места произрастания карельской березы соответствуют четырем популяциям, описанным еще в 1930-е гг. Н. О. Соколовым (1950), из которых две расположены в Прионежье (см. гл. 2, рис. 44, Б), в северной и южной его частях, а две – в Заонежье.

Для сохранения и восстановления карельской березы на территории Карелии Постановлением Совета Министров Карельской АССР (от 20 июля 1984 г. № 276) «О создании государственных заказни-

ков и памятников природы местного значения на территории Карельской АССР» официальный статус государственного ботанического заказника карельской березы получили 4 объекта (рис. 47, табл. 7). В 2004 г. в указанное Постановление были внесены некоторые изменения (Постановление Правительства Республики Карелия от 19 марта 2004 г. № 27-П), касающиеся главным образом наименования заказников и их площади (табл. 7). Наконец, постановлением Правительства Республики Карелия от 21 декабря 2012 г. № 402-П ботанический заказник «Береза карельская в Спасогубском лесхозе» переименован в «Спасогубский» с изменением его общей площади (с 5,7 га до 4,9 га).

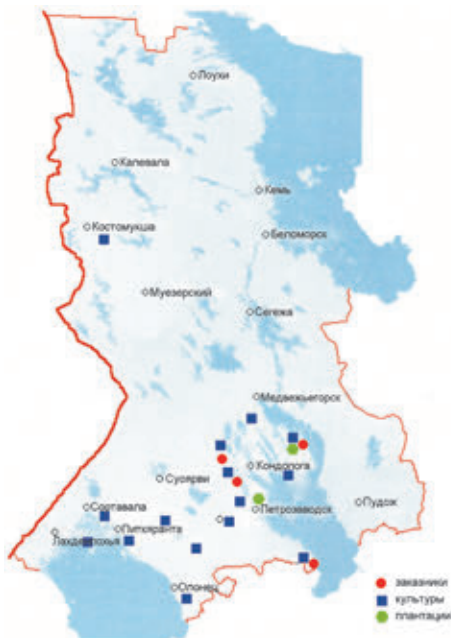


Рис. 47. Ботанические заказники, лесосеменные плантации и лесные культуры карельской березы на территории Республики Карелия к концу 20-го века

Таблица 7. Государственные ботанические заказники карельской березы республиканского значения и изменения, внесенные в соответствии с постановлениями разных лет

1984 г.		2004 г.		2012 г.	
Название заказника	Площадь, га	Название заказника	Площадь, га	Название заказника	Площадь, га
Заказник	5,7	Береза карельская в Спасогубском лесхозе	5,7	Спасогубский	4,9
Заказник	0,1	Береза карельская у деревни Царевичи	0,1		
Каккоровский	28,5	Каккоровский	26,0		
Анисимовщина	6,1	Анисимовщина	5,4		

Таким образом, к настоящему времени на территории Республики Карелия официальный статус имеют четыре заказника: «Спасогубский», «Береза карельская у деревни Царевичи», «Каккоровский» и «Анисимовщина». Рассмотрим состояние природных и искусственно созданных насаждений карельской березы более подробно.

3.2.1. Северная часть Прионежья (Кондопожский и Прионежский районы)

На территории северной части Прионежья (Кондопожский и Прионежский районы) ресурсы карельской березы сконцентрированы преимущественно на четырех участках: в ботаническом заказнике «Спасогубский», в насаждении на побережье оз. Мунозеро, на территории государственного заповедника «Кивач» и в ботаническом заказнике «Береза карельская у деревни Царевичи».

Ботанический заказник «Спасогубский»

Первый в нашей стране ботанический заказник карельской березы с целью ее охраны и воспроизводства в природных условиях был создан в 1956 г. на территории Кондопожского района в Спасогубском лесничестве площадью 8,3 га. Однако в 1984 г. официальный статус ботанического заказника был закреплен за другим участком, который находится вблизи д. Утуки в лесничестве Марциальное на площади 5,7 га (Белоусова, 1992; Хохлова и др., 2000) вблизи с. Спасская Губа Кондопожского района (примерно в 60 км к северу от г. Петрозаводска). В настоящее время площадь заказника составляет 4,9 га (табл. 7).

На основании обследования территории ботанического заказника «Спасогубский», проведенного нами в 2008 г., было установлено, что ресурсы карельской березы здесь почти полностью уничтожены (рис. 48). Наблюдаемое сокращение численности популяции произошло главным образом в результате незаконных рубок, имевших место в период с 1996 по 2002 г. Так, из 262 деревьев карельской березы (согласно данным инвентаризации, проведенной в 1996 г.) к настоящему времени сохранилось всего 4, растущих на



Рис. 48. Деревья карельской березы естественного происхождения, сохранившиеся в ботаническом заказнике «Спасогубский» (Кондопожский район, Республика Карелия)

значительном расстоянии друг от друга. Возраст деревьев составляет примерно 70 лет и более (на основании визуальной оценки). Все они характеризуются высокоствольной формой роста и имеют ярко выраженные косвенные признаки, свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине. Одно дерево является одним из наиболее крупных в Республике Карелия. Его высота достигает 20,5 м при диаметре ствола около 60 см. Ствол характеризуется мелкобугорчатым типом поверхности.

Отметим, что в границах существующего заказника в 2006–2007 гг. начаты работы по его восстановлению. В частности, весной 2006 г. здесь было высажено 1600 растений карельской березы семенного происхождения, полученных в результате контролируемого опыления плюсовых деревьев местного происхождения. Приживаемость саженцев составила около 90 %.

Обследование территории, проведенное в октябре 2008 г., а затем в мае 2013 г., показало, что на данном участке в настоящее время сохранилось около 600 растений карельской березы, высота которых варьирует от 1,5 до 5 м. У 40 % из них в большей или меньшей степени просматриваются выпуклости на поверхности ствола, свидетельствующие об активном формировании узорчатой древесины (рис. 49). Первое проявление косвенных признаков у отдельных растений отмечено в 2008 г., т. е. на второй год после посадки саженцев.

Однако наряду с этим здесь наблюдается сильное зарастание культур карельской березы травянистой растительностью (рис. 50, А) и другими быстрорастущими листовыми древесными породами (рис. 50, Б). Зафиксированы многочисленные случаи вегетативного порослевого возобновления вокруг пней ранее спиленных деревьев карельской березы (рис. 51), представляющих часть ценного генофонда природной популяции, существовавшей здесь до недавнего времени. Важно и то, что на данной территории отмечено единичное естественное семенное возобновление карельской березы.

Тем не менее имеются серьезные опасения относительно будущего этой популяции, поскольку на территории вновь созданных культур не ведутся ни агротехнические (в первую очередь, ска-



Рис. 49. Проявление внешних признаков карельской березы у растений на 2-й (А) и 6-й (Б) год после посадки в заказнике «Спасогубский» (Кондопожский район, Республика Карелия)

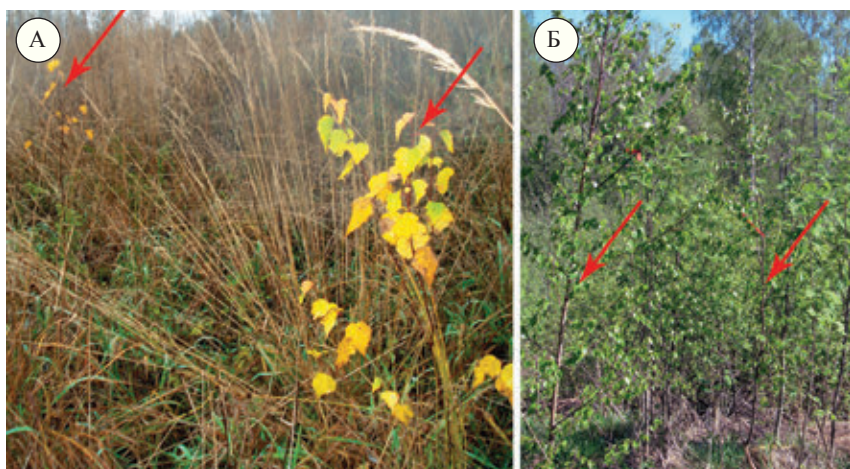


Рис. 50. Примеры зарастания культур карельской березы травянистой растительностью (А), а позднее быстрорастущими лиственными древесными породами (Б) в заказнике «Спасогубский» (Кондопожский район, Республика Карелия). Карельская береза отмечена стрелками



Рис. 51. Пример порослевого возобновления карельской березы вокруг пней ранее спиленных деревьев в заказнике «Спасогубский» (Кондопожский район, Республика Карелия)

шивание травянистой растительности), ни лесоводственные (в частности, удаление поросли быстрорастущих лиственных пород) уходы.

Таким образом, к настоящему времени ботанический заказник «Спасогубский» представлен всего четырьмя экземплярами карельской березы природного происхождения, один из которых относится к наиболее крупным в Республике Карелия. В 2007 г. здесь созданы лесные культуры, представленные более чем 600 растениями. Многие из них характеризуются наличием ярко выраженных косвенных признаков, свидетельствующих о формировании узорчатой текстуры древесины. Но

для сохранения ресурсов карельской березы на территории данного ботанического заказника необходимо проводить регулярные мероприятия по уходу.

Побережье оз. Мунозеро

На берегах оз. Мунозеро еще в первой половине 20-го века располагалась довольно крупная популяция карельской березы, представленная небольшими группами и одиночными деревьями с ярко выраженными внешними признаками узорчатой древесины. Среди сотен деревьев встречались довольно крупные экземпляры, высота которых достигала 20 м с диаметром ствола до 34 см. Имелись деревья, возраст которых составлял около 100 лет. Однако в результате обработки сенокосных угодий гербицидами в 1968 г. пострадали



Рис. 52. Примеры лучших экземпляров карельской березы естественного происхождения, произрастающих в районе оз. Мунозеро (Кондопожский район, Республика Карелия)

прилегающие к ним леса, включая популяцию карельской березы (на площади 274 га погибло 125 деревьев) (Данилов, 1968а, б).

К настоящему времени здесь сохранились отдельные деревья карельской березы природного происхождения, возраст которых составляет 50–60 лет с диаметром ствола до 30 см (рис. 52). В удовлетворительном состоянии имеются лесные культуры, созданные в 1979 г. (рис. 53) на площади 70,5 га. Средняя высота растений составляет около 6 м, диаметр ствола – 12–16 см. Всего на этом участке обнаружено около 200 деревьев карельской березы естественного и искусственного происхождения. Деревья произрастают группами или одиночно. На этом участке наблюдается высокая конкуренция с ольхой, осиной, березой повислой и березой пушистой.

Несмотря на низкую сохранность природной популяции карельской березы целесообразно провести ряд мероприятий по ее реинтродукции, поскольку здесь зафиксировано естественное во-



Рис. 53. Примеры лучших экземпляров карельской березы, обнаруженных в лесных культурах, созданных в районе оз. Мунозеро (Кондопожский район, Республика Карелия)

зобновление, хотя и крайне слабое. Для этого следует использовать деревья, сохранившиеся в виде искусственных насаждений на территории заповедника «Кивач», для создания которых именно здесь, на одном из участков Мунозерского края, в 1955 и 1956 гг. были собраны семена карельской березы.

Государственный природный заповедник «Кивач»

Государственный заповедник «Кивач», организованный в 1931 г., был выделен из состава Кондопожского леспромхоза в районе расположения широко известного равнинного водопада Кивач, который находится в 80 км севернее г. Петрозаводска. Характер древостоя и почвенно-геологические условия Кондопожского района свойственны также значительной части южной Карелии, аборигенным компонентом дендрофлоры которой является карельская береза. На территории заповедника, частично расположенного на побережье оз. Мунозеро, в начальный период его создания

имелись единичные деревья карельской березы (Андреев, 1962; Яковлев, 1963).

При организации дендрологического питомника в заповеднике «Кивач» карельская береза впервые в России была включена в список видов древесной и кустарниковой растительности, нуждающихся в размножении (Педдер, 1931; Соколов, 1934; Левин, 1934; Романовская, 1960; Андреев, 1962 и др.). Вследствие этого среди первоочередных задач было выявление мест произрастания карельской березы, определение ее запасов и установление возможности сохранения ценных отличительных признаков узорчатой древесины в семенном потомстве. Первые поисковые работы были осуществлены, как уже отмечалось, в августе 1931 г. по инициативе Н. О. Соколова. Совместно с работниками лесного хозяйства на территории Карелии было описано более 4 тыс. деревьев карельской березы и достигнуты положительные результаты при ее размножении семенами (Соколов, 1938, 1950).

Война приостановила выполнение начатых исследований (Старогин и др., 1952). Послевоенное время ознаменовалось активизацией работ по изучению здесь карельской березы. Так, уже в 1949 г. вышла в свет работа Ф. С. Яковлева, которая благодаря детальному описанию анатомического строения древесины карельской березы доказала, в частности, необоснованность отождествления последней с капом (см. гл. 1, рис. 11), что прежде часто имело место как в литературе, так и в лесоводственной практике.

В 1954–1956 гг. сотрудниками «Кивача» Ф. С. Яковлевым и М. М. Романовской были организованы полевые опыты, направленные на сравнительное изучение роста и развития карельской березы, а также березы повислой и березы пушистой как в естественно сложившихся фитоценозах, так и в условиях питомника. Они показали, что наиболее благоприятными условиями для выращивания карельской березы являются сосняк лишайниковый каменистый и сосняк зеленомошник брусничник (Яковлев, Романовская, 1959), самое медленное развитие растений наблюдали в условиях ельника кисличника. При выращивании карельской березы в условиях теплицы были определены основные агротехнические мероприятия, направленные на уменьшение нормы высева семян и увеличение

приживаемости сеянцев (Яковлев, Романовская, 1959; Романовская, 1960). Часть полученных саженцев в возрасте 6–7 лет использовали при создании дендропарка. По данным учета 1968 г. в дендропарке произрастало 446 растений карельской березы, но в дальнейшем при проведении работ по осветлению на участке были оставлены только деревья, имеющие выраженные косвенные признаки наличия узорчатой древесины.

Работы по сохранению и изучению карельской березы в заповеднике «Кивач» продолжаются и в настоящее время. Здесь это уникальное дерево является главным объектом дендрологической коллекции, представленной на двух участках, расположенных в центральной части экскурсионной зоны (Ветчинникова, Кузнецова, 2012).

Одно из двух насаждений карельской березы (участок № 1) создано в 1959 г. и размещается рядом с музеем заповедника (рис. 54). Саженцы выращены из семян местного происхождения, собранных в 1956 г. в районе оз. Мунозеро, которое на юго-западе прилегает к охранной зоне заповедника. К 2006 г. здесь сохранилось 20 деревь-



Рис. 54. Общий вид участка № 1 карельской березы, созданного на территории заповедника «Кивач» в 1959 г. (Кондопожский район, Республика Карелия)

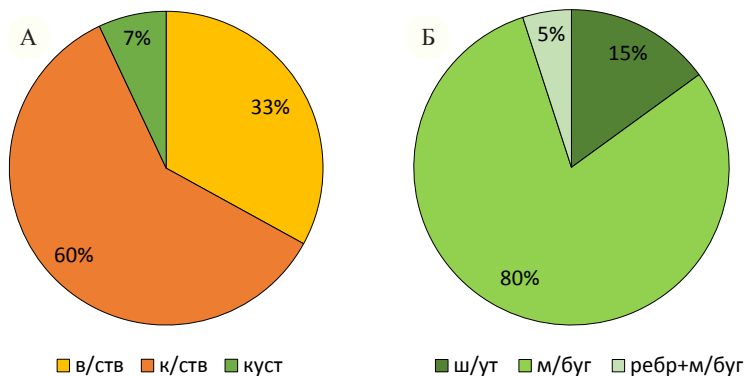


Рис. 55. Соотношение деревьев карельской березы (в % от общего числа) по форме роста (А) и типу поверхности ствола (Б) на участке № 1 заповедника «Кивач»

Здесь и на рис. 59, 62–63: формы роста: в/ств – высокоствольная, к/ств – короткоствольная, куст – кустообразная; тип поверхности ствола: ш/ут – шаровидноутолщенный, м/буг – мелкобугорчатый, ребр – ребристый

ев карельской березы с характерными для нее косвенными признаками (Ветчинникова, Ветчинникова, 2006), большинство из которых по форме роста являются короткоствольными (рис. 55, А), а по характеру проявления выпуклостей на поверхности ствола – мелкобугорчатыми (рис. 55, Б). Их высота варьирует от 5 до 10 м, диаметр ствола – от 10 до 30 см (рис. 56, А). Это свидетельствует о благоприятных в целом

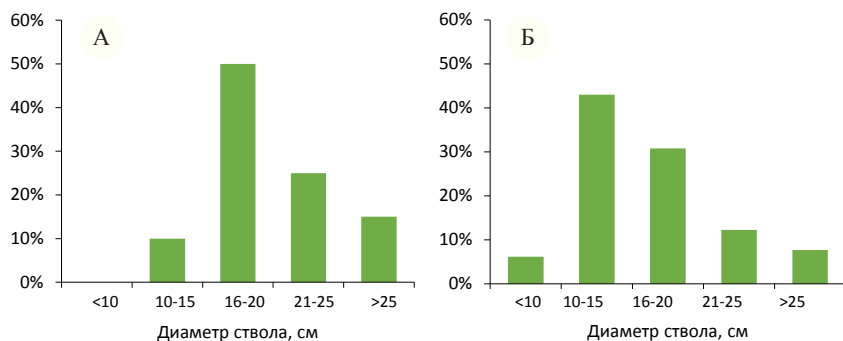


Рис. 56. Распределение деревьев карельской березы, произрастающих на участках № 1 (А) и № 2 (Б) (в % от общего числа деревьев) на территории заповедника «Кивач», по диаметру ствола



Рис. 57. Морозобоины на стволах деревьев карельской березы, находящихся на территории заповедника «Кивач» (Кондопожский район, Республика Карелия)

условиях роста изученных берез в течение первых десятилетий их развития. Возраст растений данного участка к настоящему времени составляет около 55 лет. Судя по внешним признакам, большинство из сохранившихся деревьев уже утратили способность к активному линейному (в высоту) и радиальному (по диаметру) росту. На наш взгляд, это связано не только с возрастом данного насаждения, а в большей степени с изменением уровня освещенности деревьев вследствие перехода сформировавшегося рядом елового насаждения в первый ярус. У части деревьев карельской березы, произрастающих на участке № 1, отмечено наличие морозобоин в виде глубоких трещин на стволе (рис. 57), в разрезе которых наблюдаются значительные некротические изменения древесины.

Другое насаждение карельской березы – участок № 2, искусственно созданное в 1972 г., имеет возраст более 40 лет (рис. 58). Оно располагается вдоль экскурсионного маршрута по направлению к музею заповедника. Общее число деревьев здесь составляет 65. В 2006 г. их высота варьировала от 8 до 12 м, диаметр ствола – от



Рис. 58. Общий вид участка № 2 карельской березы, созданного на территории заповедника «Кивач» в 1972 г. (Кондопожский район, Республика Карелия)

10 до 35 см. Распределение деревьев по величине диаметра ствола (рис. 56, Б) показало, что почти у половины из них диаметр ствола менее 15 см и только у 7 % превышает 25 см. По форме роста на этом участке доминируют высокоствольные деревья карельской березы, которые составляют около 70 % от всех растений (рис. 59, А). Обследование показало, что высокоствольная форма роста у части из них сформировалась в результате искусственной формовки кроны путем принудительной обрезки сучьев. По характеру поверхности ствола здесь преобладает мелкобугорчатый тип (почти 80 % от общего числа деревьев) (рис. 59, Б). Вследствие недостаточного уровня освещенности более 15 % деревьев имеют явно выраженную изогнутость ствола. У 10 % деревьев на стволе также имеются морозобоины (рис. 57).

В целом на территории заповедника «Кивач» к 2013 г. произрастает 85 деревьев в возрасте 40 и 55 лет. Деревья размещаются на двух участках и по внешним признакам являются типичными для условий Карелии. По форме роста на первом участке преобладают

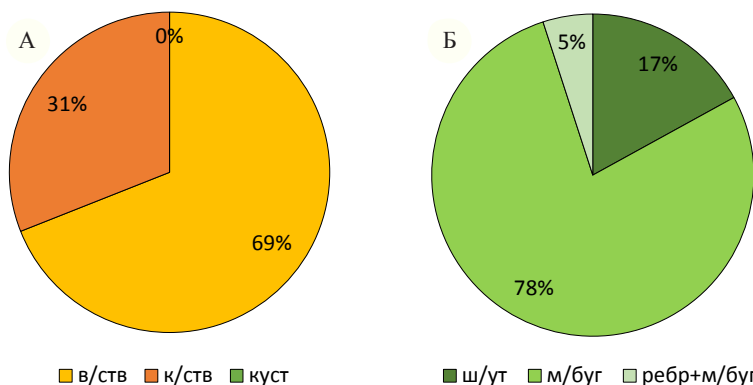


Рис. 59. Соотношение деревьев карельской березы (в % от общего числа) по форме роста (А) и типу поверхности ствола (Б) на участке № 2 заповедника «Кивач»

Усл. обозн. см. на рис. 55

короткоствольные растения карельской березы, а на втором – высокоствольные. Вероятно, это связано с их происхождением и условиями роста в первые десятилетия развития. На обоих участках по характеру утолщений доминирует мелкобугорчатый тип поверхности ствола. Оценивая общее состояние насаждений карельской березы, расположенных на данной территории, как удовлетворительное, следует иметь в виду, что несмотря на их искусственное происхождение, они были созданы преимущественно с использованием генетического материала местного происхождения и являются частью ценного генофонда, составляющего природное наследие Карелии, частично сохраненное на территории заповедника «Кивач».

Ботанический заказник «Береза карельская у деревни Царевичи»

Ботанический заказник «Береза карельская у деревни Царевичи» (рис. 60, А) расположен в Прионежском районе примерно в 30 км севернее г. Петрозаводска. Участок, созданный Н. О. Соколовым в 1934 г. путем посева семян на площади 0,1 га, располагается вдоль шоссе рядом с жилыми постройками. Ранее участок имел ограждение, в настоящее время оно отсутствует, но границы сохранили достаточно четкие очертания. В этом насаждении, изначально представленном 453 деревьями, периодически про-

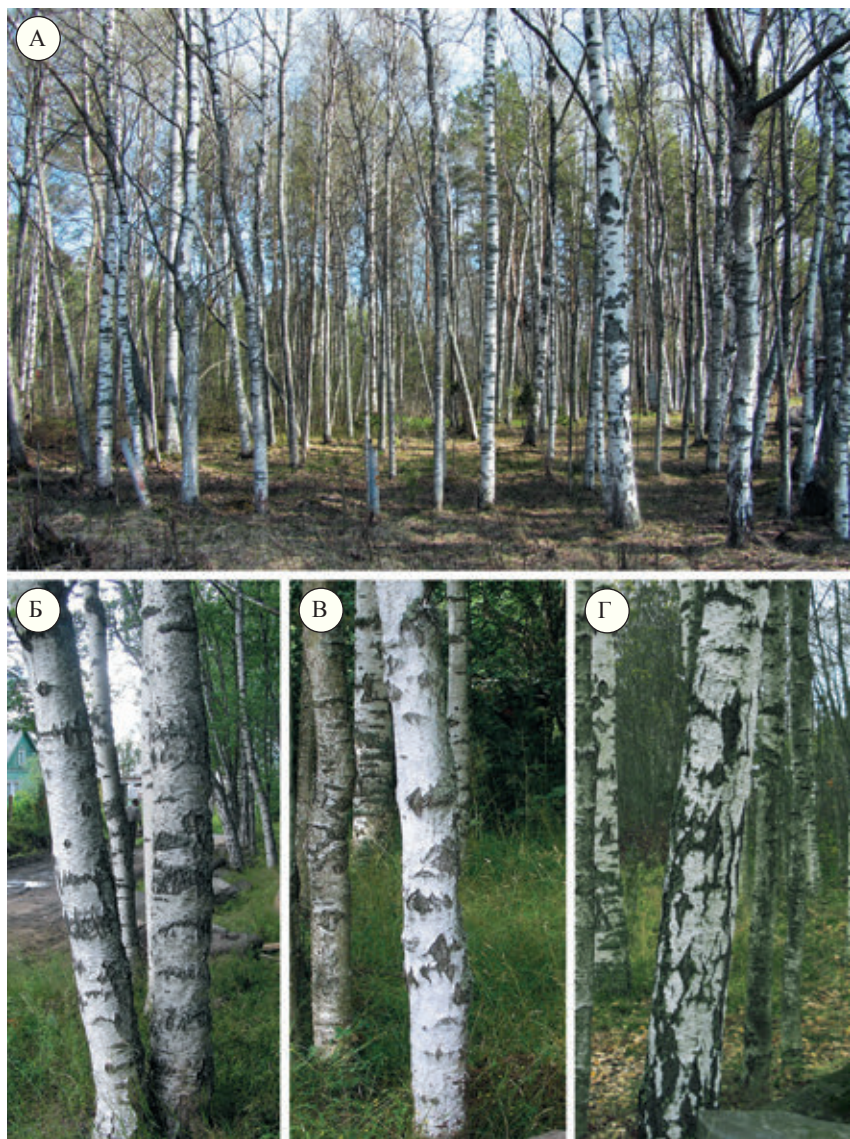


Рис. 60. Общий вид ботанического заказника «Береза карельская у деревни Царевичи» (А) и наиболее крупные экземпляры карельской березы (Б–Г) (Прионежский район, Республика Карелия)

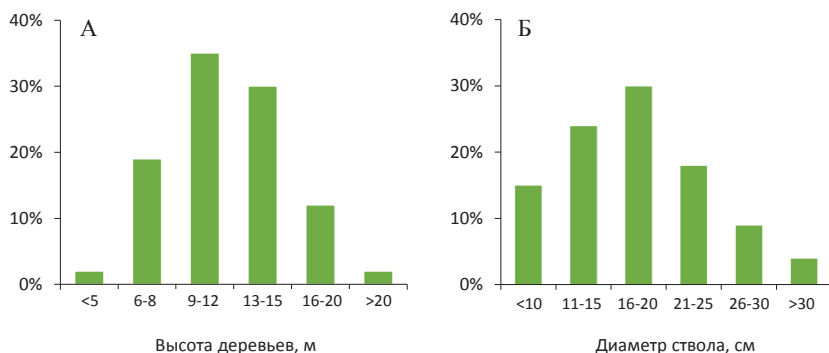


Рис. 61. Распределение растений карельской березы, произрастающих в ботаническом заказнике «Береза карельская у деревни Царевичи», по высоте деревьев (А) и диаметру ствола (Б) (в % от общего числа деревьев)

водились рубки ухода за счет удаления растений, не проявлявших косвенные признаки узорчатой древесины. Однако в связи с особенностями расположения заказника, со стороны дороги в виде защитной полосы, первый ярус представлен деревьями без признаков карельской березы. Негативное их влияние сказывается и на световом режиме участка, вследствие чего часть деревьев имеет сильно изогнутые стволы. По данным Н. А. Белоусовой (1992), к 1990 г. на этом участке произрастало около 100 деревьев.

Согласно обследованию, проведенному нами в 2008 г., здесь сохранилось 93 дерева карельской березы, однако только у 15 % из них по косвенным показателям отмечено наличие ярко выраженных признаков узорчатой древесины (рис. 60, Б–Г). В насаждении преобладают растения высокоствольной формы роста: высота большинства из них (до 80 %) составляет от 9 до 15 м (рис. 61, А). Тип поверхности ствола преимущественно мелкобугорчатый, у отдельных особей просматривается ребристость. У 60 % деревьев диаметр ствола превышает 16 см (рис. 60, Б–Г), что при целевом выращивании достаточно для производства строганого шпона. Максимальный диаметр, равный 33 см, зафиксирован у трех деревьев. Возраст насаждения к настоящему времени составляет 80 лет.

Таким образом, на территории ботанического заказника «Береза карельская у деревни Царевичи» к настоящему времени имеется 93 дерева, но только 14 из них имеют ярко выраженные косвенные признаки

карельской березы. В целом данное насаждение находится в удовлетворительном состоянии. Факторами, отрицательно влияющими на его состояние, являются близость шоссейной дороги и поселения.

3.2.2. Южная часть Прионежья (Прионежский район)

В 1939 г. на территории южной части Прионежья (примерно в 100 км южнее г. Петрозаводска) были описаны две природные популяции карельской березы (Соколов, 1950), одна из них (площадью около 30 га) находилась в 3 км к северу от с. Шелтозеро, другая (площадью около 10–12 га) – вблизи д. Каккорово. Возраст деревьев на тот момент составлял от 10–15 до 50–60 лет. Диаметр ствола у деревьев часто достигал 30 см.

В 60-е годы популяция карельской березы, расположенная вблизи д. Каккорово, была одной из наиболее крупных (после заонежской) и включала как «узорчатые», так и «безузорчатые» особи. Общее число деревьев с узорчатой древесиной составляло около 1 тыс. (Ермаков, 1979). В 1976 г. эта популяция получила статус природоохранного объекта, а в дальнейшем объявлена ботаническим заказником местного значения (табл. 7).

Ботанический заказник «Каккоровский»

Ботанический заказник «Каккоровский» находится в Прионежском районе Республики Карелия на территории Ладвинского лесхоза в Рыборецком и Шелтозерском лесничествах в 95 км южнее г. Петрозаводска (вблизи д. Каккорово). Он объединяет природную популяцию карельской березы (26 га) и созданные в 1960–1961 гг. культуры (2,5 га). Последние находятся севернее естественного насаждения, в северо-западной части заказника (Белоусова, 1992; Хохлова и др., 2000). На момент организации ботанического заказника возраст насаждения составлял 60–80 лет (Белоусова, 1987). В заказнике проводился активный сбор семян. В 1964 и 1969 гг. здесь под руководством В. И. Ермакова было осуществлено контролируемое опыление, с одной стороны, между различными формами карельской березы (внутривидовое скрещивание), а с другой – карельской березы с березой повислой или березой пуши-

стой (межвидовое). Созданные на территории Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН (в зеленой зоне г. Петрозаводска) участки испытания гибридных семей стали объектом последующих селекционно-генетических исследований (Ермаков, 1979, 1986; Ветчинникова, 2005).

По результатам инвентаризации, проведенной в 1973 г., в ботаническом заказнике «Каккоровский» числилось около 1200 растений карельской березы естественного происхождения (табл. 8). Спустя три года работниками Петрозаводской лесосеменной производственной станции было зарегистрировано 1298 деревьев, из них 608 естественного происхождения и 690 в культурах. Наибольшее число деревьев карельской березы (1500) было зафиксировано здесь в 1986 г. (табл. 8). Среди них было выделено 212 кандидатов в плюсовые (лучшие) деревья: 98 – в естественном насаждении и 114 – в культурах. В границах заказника периодически проводились рубки ухода. Возможно, этим обусловлено увеличение числа деревьев с признаками узорчатой текстуры древесины в период с 1976 по 1986 г.

Таблица 8. Динамика численности карельской березы в ботаническом заказнике «Каккоровский»

Год обследования	Количество деревьев		
	в природной популяции	в культурах	всего
1973	~ 1200	–	~ 1200
1976	608	690	1298
1986	759	741	1500
1998	–	–	297
2008	–	–	30

Согласно данным обследования, проведенного в 1986 г. сотрудниками Ленинградской лесотехнической академии, в естественном насаждении карельской березы данного заказника деревья, имеющие высокоствольную форму роста, почти в два раза преобладали над короткоствольными (рис. 62, А). Иная тенденция в соотношении деревьев по форме роста наблюдалась на участке лесных культур: там преобладали короткоствольные формы (рис. 63, А). По характеру утолщений на поверхности стволов карельской березы отмечены шаровидноутолщенный тип, мелкобугорчатый и ребристый. К 1986 г. мелкобугорчатых особей было в два раза больше,

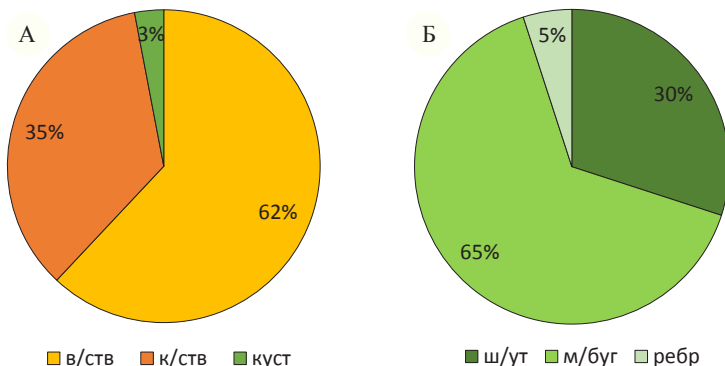


Рис. 62. Соотношение деревьев карельской березы в естественной популяции ботанического заказника «Каккоровский» (в % от общего числа) по форме роста (А) и типу поверхности ствола (Б) (по данным А. П. Евдокимова, 1986 г.).

Усл. обозн. см. на рис. 55

чем шаровидноутолщенных (рис. 62, Б, 63, Б). Количество деревьев с ребристым типом поверхности ствола не превышало 5 %.

В 1986 г. в культурах ботанического заказника «Каккоровский» было отобрано и аттестовано 19 плюсовых деревьев. Их средняя высота достигала 11,3 м. Максимальные значения по высоте, соот-

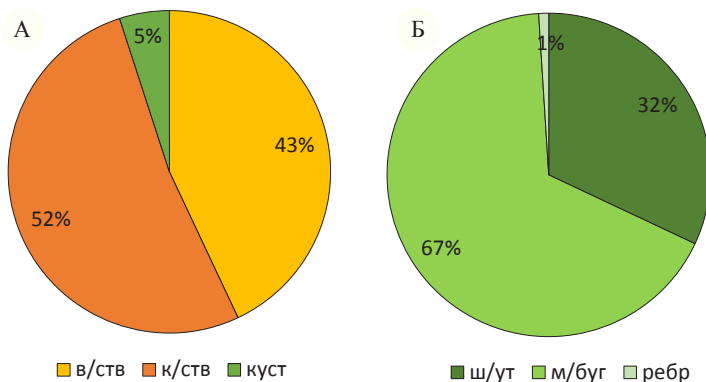


Рис. 63. Соотношение деревьев карельской березы в культурах ботанического заказника «Каккоровский» (в % от общего числа) по форме роста (А) и типу поверхности ствола (Б) (по данным А. П. Евдокимова, 1986 г.)

Усл. обозн. см. на рис. 55

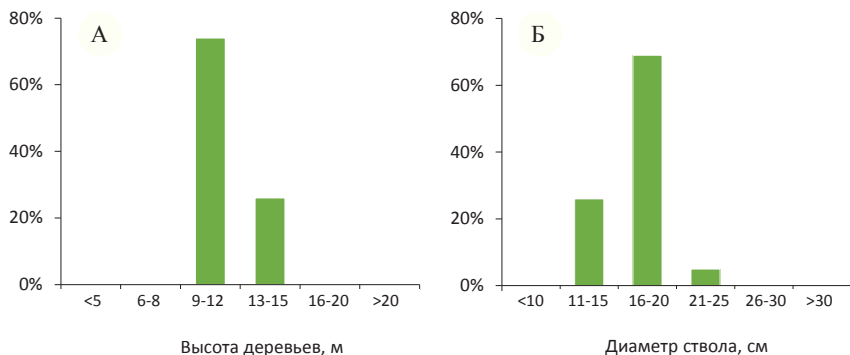


Рис. 64. Распределение плюсовых деревьев по высоте (А) и диаметру ствола (Б) в культурах ботанического заказника «Каккоровский» (по данным А. П. Евдокимова, 1986)

ветствующие 13–15 м, отмечены у 25 % особей (рис. 64, А). Размеры диаметра ствола в среднем составили 16,8 см, но у большинства деревьев они колебались от 16 до 20 см (рис. 64, Б).

К 1990 г. состояние заказника оценивалось как хорошее (Белосова, 1992), хотя местами отмечено выпадение карельской березы из насаждения вследствие ее затенения другими растущими рядом деревьями (из-за отсутствия рубок ухода).

Значительные изменения в заказнике «Каккоровский» произошли в конце 90-х годов, когда на учете здесь оставалось всего 297 деревьев (табл. 8). Следует отметить, что из числа сохра-

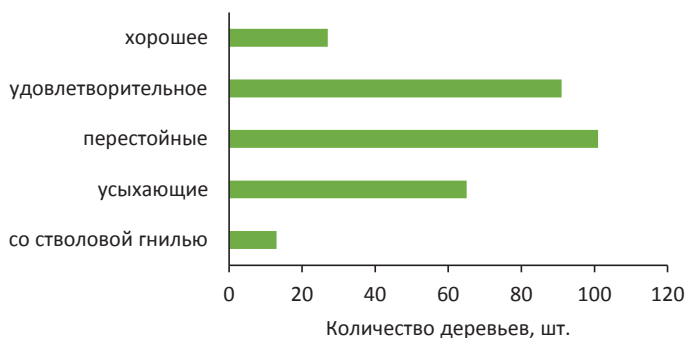


Рис. 65. Состояние деревьев карельской березы в ботаническом заказнике «Каккоровский» к 1998 г.

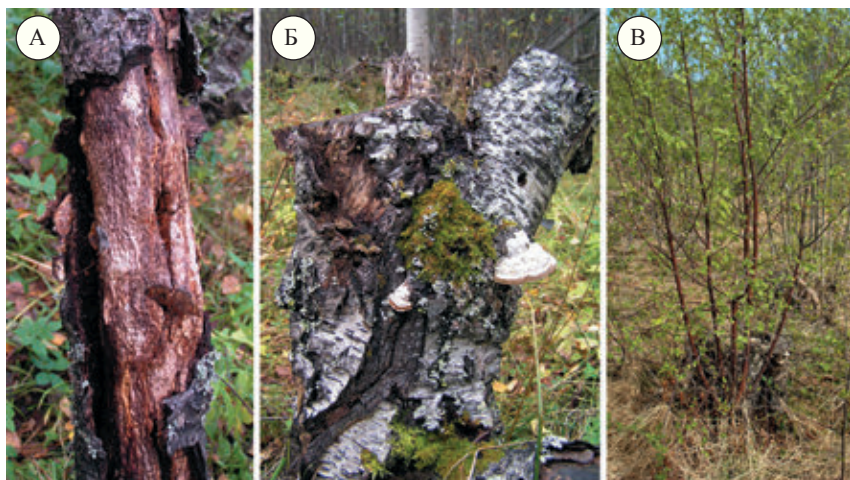


Рис. 66. Внешний вид деревьев карельской березы, поврежденных стволовой гнилью (А), последствия незаконных рубок (Б) и образование прикорневой поросли у основания оставшихся пней (В) в ботаническом заказнике «Каккоровский» (Прионежский район, Республика Карелия)

нивших на тот момент деревьев около 100 были перестойными, а 78 – усыхающими или поврежденными стволовой гнилью (рис. 65, 66, А) и только 40 % (или 27 деревьев) находились в хорошем или удовлетворительном состоянии (рис. 65). Основной причиной резкого снижения численности карельской березы следует считать незаконные рубки (рис. 66, Б), когда начиная с 1995 г. она стала объектом повышенного внимания так называемых «черных лесорубов».

Образование прикорневой поросли у основания пней карельской березы, оставшихся после незаконных рубок (рис. 66, В), возможно, в одних случаях со временем обеспечит развитие гнездовидной, или многоствольной, формы роста. В других случаях имеющееся порослевое возобновление характеризуется развитием спящих почек на уже отмирающих стволах, что не сможет обеспечить их длительное существование.

В настоящее время в ботаническом заказнике «Каккоровский» находится всего около 30 деревьев карельской березы с характерными для нее косвенными признаками (рис. 67, 68). Практически

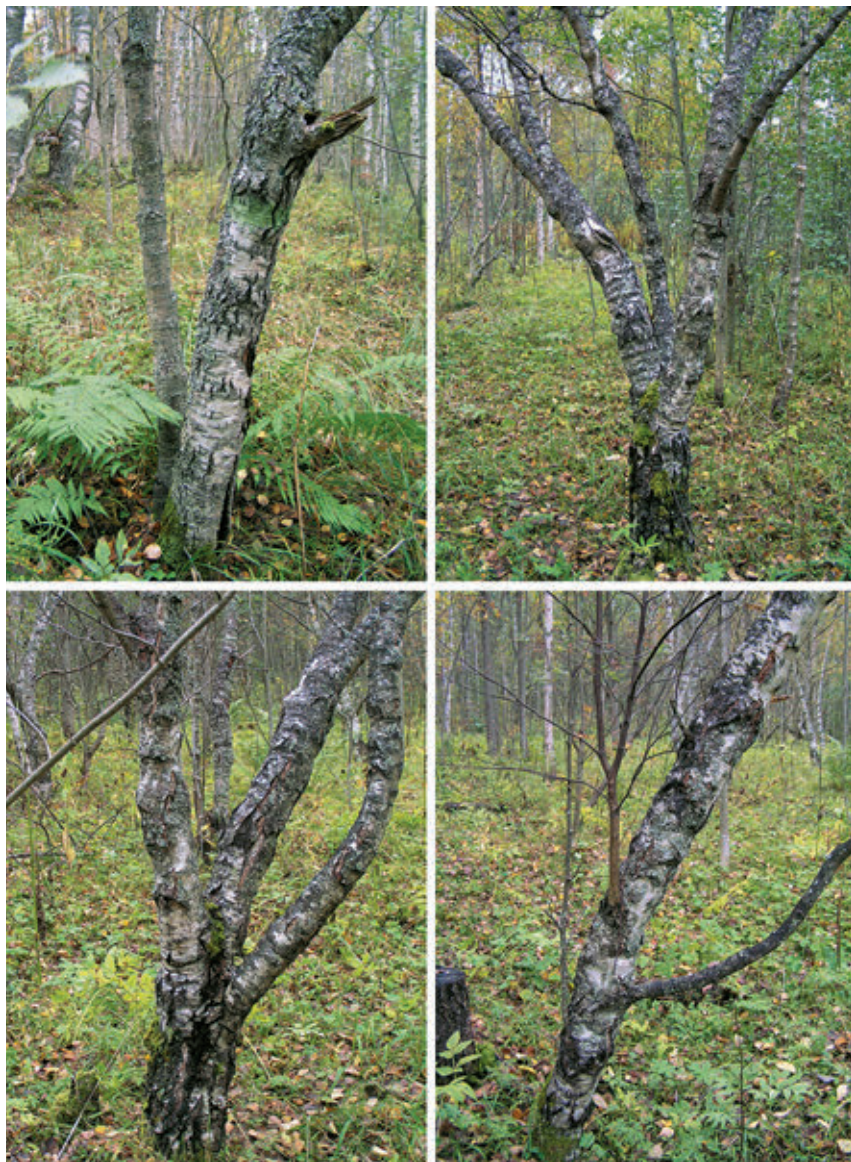


Рис. 67. Примеры лучших экземпляров карельской березы, сохранившихся в ботаническом заказнике «Каккоровский» (Прионежский район, Республика Карелия)



Рис. 68. Наиболее старые по возрасту (100 лет и более) деревья карельской березы в ботаническом заказнике «Каккоровский» (Прионежский район, Республика Карелия)

у всех деревьев наблюдается снижение прироста по высоте и диаметру. Это обусловлено прежде всего возрастом деревьев: 100 лет и более (рис. 68).

Изучение видового состава берез показало, что в границах ботанического заказника «Каккоровский» преобладает береза пушистая и лишь изредка встречается береза повислая. Замечено, что на листовых пластинках березы повислой имеется несвойственная ей слабо выраженная опушенность. Наблюдаемое фенотипическое проявление «смешивания» признаков у потомков берез, растущих в границах ботанического заказника карельской березы «Каккоровский», свидетельствует о возможности гибридизации березы повислой и березы пушистой. Подобные факты отмечены нами ранее и в других регионах Фенноскандии (Ветчинникова, 2003).

В связи с низкой сохранностью ботанического заказника карельской березы «Каккоровский» в 2005 г. было начато его восстановление (рис. 69). Посадочным материалом служили сеянцы,



Рис. 69. Проявление внешних признаков карельской березы у растений на 4-й год после посадки в заказнике «Каккоровский» (Прионежский район, Республика Карелия)

полученные из семян от контролируемого опыления клонов плюсовых деревьев местного «каккоровского» происхождения. Всего на площади в 5 га было высажено рядами 3500 растений, сохранность которых на третий год развития составила 89 %, поскольку в вегетационный период 2006 и 2007 гг. были проведены агротехнические уходы в рядах и междурядьях.

Обследование культур карельской березы на территории заказника, проведенное нами в мае 2009 г., показало, что у части растений уже наблюдаются внешние признаки проявления узорчатой древесины в виде явно выраженных выпуклостей на поверхности нижней части ствола (рис. 69). Общее число растений на данной территории составило на момент учета около 1 тыс.

Таким образом, на территории ботанического заказника «Каккоровский» количество деревьев карельской березы за последние 50–70 лет значительно сократилось. Это связано преимущественно с массовыми незаконными рубками. По возрастной структуре (100 лет и более) насаждение является спелым или перестойным. Естественное возобновление практически отсутствует. Но можно надеяться, что вновь созданные культуры обеспечат возрождение ботанического заказника «Каккоровский» в случае проведения в них регулярных уходов.

3.2.3. Заонежский полуостров и Кижские шхеры (Медвежьегорский район)

Территория Заонежского полуострова и Кижских шхер, расположенная в юго-восточной части Республики Карелия, в настоящее время представляет собой один из главных природных резерватов карельской березы. Ее появление здесь и сохранение обусловлено целым рядом факторов, включая природно-климатические условия Заонежья и особенности хозяйственного освоения данной территории. Характерной чертой Заонежского района является наличие каменистых сельг. Они представляют собой складки горных пород, подвергшиеся сильному воздействию ледника и образовавшие «бараньи лбы», «курчавые скалы» и т. д. Здесь на каменистых слабо развитых почвах, подстилаемых галечниковыми валунными отло-

жениями и выходами коренных кристаллических пород, растет карельская береза.

Длительная эксплуатация запасов карельской березы в конце 19-го – начале 20-го века и позднее, особенно в годы Великой Отечественной войны и временной оккупации, привела к значительному сокращению ее ресурсов в Республике Карелия. Среди наиболее пострадавших оказались и насаждения в Заонежском районе, где наилучшие по высоте и текстуре древесины семенные деревья были вырублены и вывезены. В этот же период карельская береза практически исчезла на территории бывшего Кижского сельсовета (Соколов, 1950).

В послевоенный период функции защиты и искусственного разведения карельской березы здесь были возложены на Заонежский лесхоз (что было отражено и в его названии – Заонежский спецлесхоз). Совместными усилиями специалистов Управления хозяйства и лесов Карелии, сотрудников Ленинградской лесотехнической академии, Института леса Карельского филиала АН СССР было выявлено, что в Заонежье карельская береза произрастает в 30 местах, занимая общую площадь 50 га (Соколов, 1959). Наибольшие по площади и количеству деревьев участки располагались в урочищах Невгорь-Губа Дерезовского сельсовета, вблизи д. Анисимовщина, в урочищах Баев-наволоок и Кушнаволоок Кажемского сельсовета и вблизи Горной дачи Паяницкого сельсовета. В этих местах на площади 13 га было зарегистрировано более 1100 экземпляров карельской березы в возрасте 20–40 лет со средним диаметром ствола около 10 см. В других местах этого лесхоза карельская береза имела небольшие размеры и, по мнению Н. О. Соколова (1959), не представляла интереса с точки зрения использования ее древесины. В те же годы установлено наличие карельской березы в ряде мест на о. Кизи и в окрестностях с. Великая Губа. В целом она преобладала здесь в центральной части Заонежья и полосой тянулась с северо-запада (от с. Шунги) на юго-восток (в сторону с. Сенной Губы) и встречалась в виде групп или отдельных деревьев.

В настоящее время основные ресурсы карельской березы на территории Заонежского полуострова и Кижских шхер представлены в ботаническом заказнике «Анисимовщина» и в южной час-

ти Заонежского полуострова (охранная зона музея-заповедника «Кижи»).

Ботанический заказник «Анисимовщина»

Ботанический заказник «Анисимовщина» находится в Медвежьегорском районе в северной части Заонежского полуострова вблизи заброшенной д. Анисимовщина. Помимо карельской березы на данной территории встречались сосна, ольха, рябина, черемуха и другие породы. Первые посевы семян и посадка саженцев карельской березы в «Анисимовщине» были проведены в 1934–1939 гг. под руководством Н. О. Соколова (Соколов, 1950). С 1949 г. для посева стали использовать семена местного происхождения. В 1956 г. под руководством А. Я. Любавской здесь были осуществлены опыты по искусственному опылению и разведению карельской березы (Любавская, 1966). Согласно сведениям, полученным от местных жителей (И. В. Горячев, 1975, устное сообщение), современная популяция карельской березы в этом заказнике (рис. 70) на две трети имеет искусственное происхождение. По данным некоторых авторов (Лаур, 2012), лесные культуры занимают только 1,7 га из общей площади 6,1 га. Вместе с тем известно, что до 1936–1937 гг. здесь произрастало около 300 стволов (из-за многоствольной формы роста у карельской березы часто отмечают количество стволов, а не деревьев). Отдельные деревья в возрасте 70–80 лет имели диаметр до 42 см, 30–40-летние – около 16 см (Погиба, 1983; Белоусова, 1987, 1992; Хохлова и др., 2000).

Многоствольная, или гнездовидная, форма роста карельской березы (рис. 70, А) связана с ее порослевым происхождением. Активный рост порослевых побегов у основания пней ранее срубленных деревьев способствует образованию «гнезд», которые могут быть представлены тремя, пятью и даже восемью стволами. Наиболее часто такие многоствольные или гнездовидные деревья встречаются в природных популяциях. При вегетативном порослевом происхождении все стволы наследуют узорчатую текстуру древесины, что визуально проявляется в виде выпуклостей на поверхности ствола (рис. 71, А). В случае, если сформировавшаяся группа деревьев представлена не только карельскими, но и обычными березами, то



Рис. 70. Общий вид природной популяции (А) и культур (Б) карельской березы в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

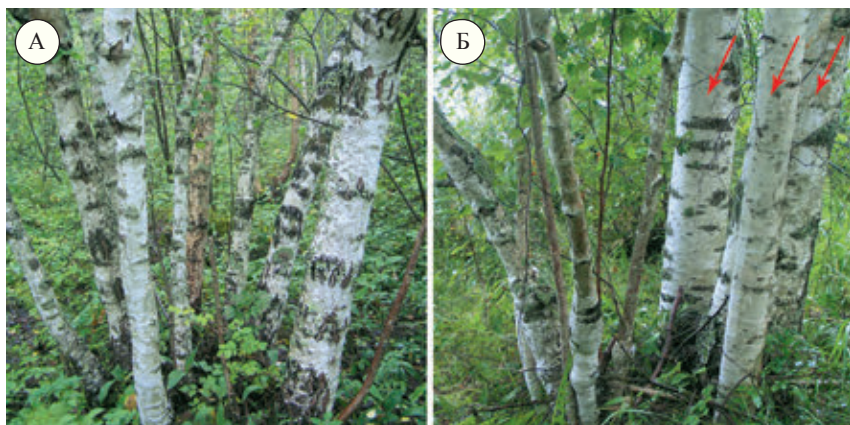


Рис. 71. Многоствольная, или гнездовидная, форма роста карельской березы: только порослевого происхождения (А) и с примесью семенного потомства березы пушистой (указаны стрелкой) (Б) в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

скорее всего последние происходят из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня (рис. 71, Б). Очевидно, что при росте «гнездом» или «пучком» поросль и/или всходы березы легче преодолевают конкуренцию с травянистой растительностью. Такие случаи наблюдаются в естественных условиях и связаны с одно- или одновременным прорастанием семян как карельской березы, так и березы повислой (или пушистой), находящихся на близком расстоянии друг от друга. В искусственно созданных насаждениях при отсутствии ухода возможно также прорастание семян обычных берез у основания ствола карельской березы.

В природной популяции ботанического заказника «Анисимовщина» у многих деревьев карельской березы крона имеет флагообразную форму (рис. 72), а стволы – изогнутый вид. Внешние косвенные признаки, характерные для карельской березы, заметны у всех деревьев, но степень их проявления различна. Преобладают особи с шаровидноутолщенным и мелкобугорчатым типами поверхности ствола. Ребристый тип почти не встречается. В 2008 г. на территории заказника незаконной рубке подверглись около 200 деревьев (рис. 73). В настоящее время общее число деревьев карель-



Рис. 72. Флагообразная форма кроны карельской березы естественного происхождения в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)



Рис. 73. Примеры незаконных рубок карельской березы в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)



Рис. 74. Примеры лучших деревьев карельской березы, произрастающих в ботаническом заказнике «Анисимовщина» (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

ской березы с косвенными признаками узорчатой текстуры древесины составляет в природной популяции 1639, среди них имеются плюсовые (рис. 74).

Карельская береза здесь отличается разновозрастностью. Большинство деревьев в настоящее время находится в генеративной или постгенеративной фазе развития. В 70-е годы здесь было заготовлено более 950 кг семян карельской березы (Меркулов, 1974). Однако естественное возобновление практически отсутствует, вероятно, из-за высокой плотности насаждения.

Недалеко от ботанического заказника «Анисимовщина», на западном берегу оз. Святуха, располагается урочище Баев-наволоки, объявленное в 30-е годы охраняемой территорией, где на площади около 8 га размещалось 500 стволов карельской березы. В настоящее время здесь насчитывается не более 100 деревьев карельской березы.

Таким образом, ботанический заказник карельской березы «Анисимовщина», который располагается в северной части Заонежского

полуострова, является уникальным по числу произрастающих здесь растений. Такого рода насаждения карельской березы не встречаются больше нигде в России. Общие потери ресурсов здесь, так же как и в других местах, имеются, но они сравнительно невелики. Поэтому заказник является удобным объектом для продолжения работ по мониторингу состояния ресурсов карельской березы, а также отбору исходного материала для дальнейшего их воспроизводства (в том числе путем клонального микроразмножения).

Кижский шхерный район

На территории Кижского сельсовета Заонежского района еще в 1938 г. (Соколов, 1950) было выявлено наличие карельской березы в так называемых лесах местного значения. К примеру, в урочище Березовая сельга на площади около 0,25 га размещалось насаждение карельской березы, представленное примерно 25 стволами. Единичные экземпляры (диаметр ствола от 25 до 30 см) были отмечены вдоль дороги (на расстоянии трех километров) от Березовой сельги в урочище Сосновый бор. На территории самого урочища Сосновый бор карельская береза встречалась единично на площади 1,5–2 га в насаждении с преобладанием в его составе сосны и небольшим участием других лиственных пород. Количество деревьев было, вероятно, не менее 100, притом что еще в 1937 г. здесь было заготовлено около 50 стволов карельской березы (Соколов, 1950). Еще одно естественное насаждение карельской березы на территории Кижского сельсовета зарегистрировано в 2–3 км от урочищ Березовая сельга и Сосновый бор, где на площади 1,5–2 га произрастало около 150 деревьев. Здесь они встречались и одиночно, и группами в насаждении, состоявшем из березы повислой, осины, а также в меньшей степени из ольхи серой, сосны и ели.

По данным инвентаризации 1991 г. (Отчет по инвентаризации..., 1992) в Кижском шхерном районе зарегистрировано 243 дерева.

В 2005–2007 гг. нами совместно с сотрудниками музея-заповедника «Кижи» были проведены обследования ряда территорий, находящихся в южной части Заонежского полуострова, в Кижском шхерном районе, на полуострове Кушнаволоке, где в первой поло-

вине 20-го века располагалась одна из четырех крупных природных популяций в Карелии, занимавшая площадь около 4 га.

Результаты обследования показали, что к началу 21-го столетия ресурсы карельской березы в границах охранной зоны музея-заповедника «Киж» (на полуострове Кушнаволок) значительно сократились. Это сокращение связано, по всей видимости, с незаконными рубками, отмеченными здесь во второй половине 90-х годов (рис. 75). В результате этого в данном насаждении сохранились лишь единичные деревья карельской березы, которые по возрастной структуре (80 лет и более) являются спелыми или перестойными. Судя по внешним признакам, многие из них уже утратили способность к интенсивному росту как в высоту, так и по диаметру. У части деревьев отмечены морозобоины и низкая регенерационная способность коры. Многие из оставшихся деревьев имеют повреждения, сделанные топором (рис. 75). Выпуклости на стволах просматриваются с трудом. Естественное возобновление на этом участке, в том числе от корневой поросли, почти полностью отсутствует.



Рис. 75. Последствия незаконных рубок в природной популяции карельской березы, расположенной на территории Кижского шхерного района (Медвежьегорский район, Республика Карелия)



Рис. 76. Редкий пример естественного возобновления карельской березы на территории Кижского шхерного района (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

Помимо полуострова Кушнаволок карельская береза, по сведениям очевидцев (К. А. Андреев, 2000, устное сообщение), произрастала и на самом острове Киж. Однако в его северо-западной части (в районе д. Васильево) нам удалось обнаружить пока только одно дерево карельской березы естественного происхождения, которое в возрасте 8–10 лет имело ярко выраженные внешние признаки наличия узорчатой текстуры древесины (рис. 76) и вступило в репродуктивную фазу развития.

Таким образом, обследование популяции карельской березы, расположенной на территории охранной зоны музея-заповедника «Киж», показало, что на полуострове Кушнаволок от его прибрежной части до д. Жарниково к настоящему времени сохранились лишь единичные экземпляры, тогда как в 1937–1938 гг. здесь произрастало более 200 деревьев карельской березы разного возраста. Вполне очевидно, что выборочные (в том числе незаконные) рубки, проводившиеся здесь в течение длительного времени, явились главной причиной резкого

сокращения численности и генетического разнообразия карельской березы. Следствием наблюдаемых процессов в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы на данной территории.

3.3. Современное состояние культур карельской березы в Республике Карелия

Анализ опыта создания культур карельской березы в Карелии показывает, что большинство из них (около 90 %) создавалось в 1970–1980-х гг. (табл. 6). В 2005 г. по заданию Федерального агентства лесного хозяйства совместно со специалистами лесного хозяйства Карельского проектного селекционно-семеноводческого центра и московского института «Росгипролесхоз» нами были проведены изучение и оценка современного состояния лесных культур. Для обследования отбирались участки, в составе которых было не менее 2 % карельской березы, а также культуры и плантации, созданные из семян как от свободного, так и контролируемого опыления лучших деревьев или их вегетативного потомства.

Эти исследования показали, что в настоящее время в Республике Карелия культуры карельской березы имеются в девяти центральных лесничествах из 17. Наиболее северные из них находятся вблизи г. Костомукши на отвале железорудного месторождения (Соколов и др., 2010; Соколов, 2012), остальные – южнее г. Медвежьегорска и не выходят за пределы северной границы ареала карельской березы. Наибольшие площади лесных культур располагаются в Прионежском, Кондопожском и Медвежьегорском районах. В Прионежском районе основные участки лесных культур находятся в окрестностях г. Петрозаводска, в районе д. Вилги, а также в южной части республики вблизи с. Шелтозеро и д. Шокши.

Обследование показало, что к настоящему времени в культурах, созданных преимущественно в 1977–1986 гг. на территории Петрозаводского, Лососинского и Орзегского участковых лесничеств, карельская береза встречается лишь единично (рис. 77), деревья сильно угнетены, хотя некоторые из них могут быть использованы для воспроизводства карельской березы. Отмечено сильное зарастание участков с преобладанием сопутствующих пород (осина, ель и др.).

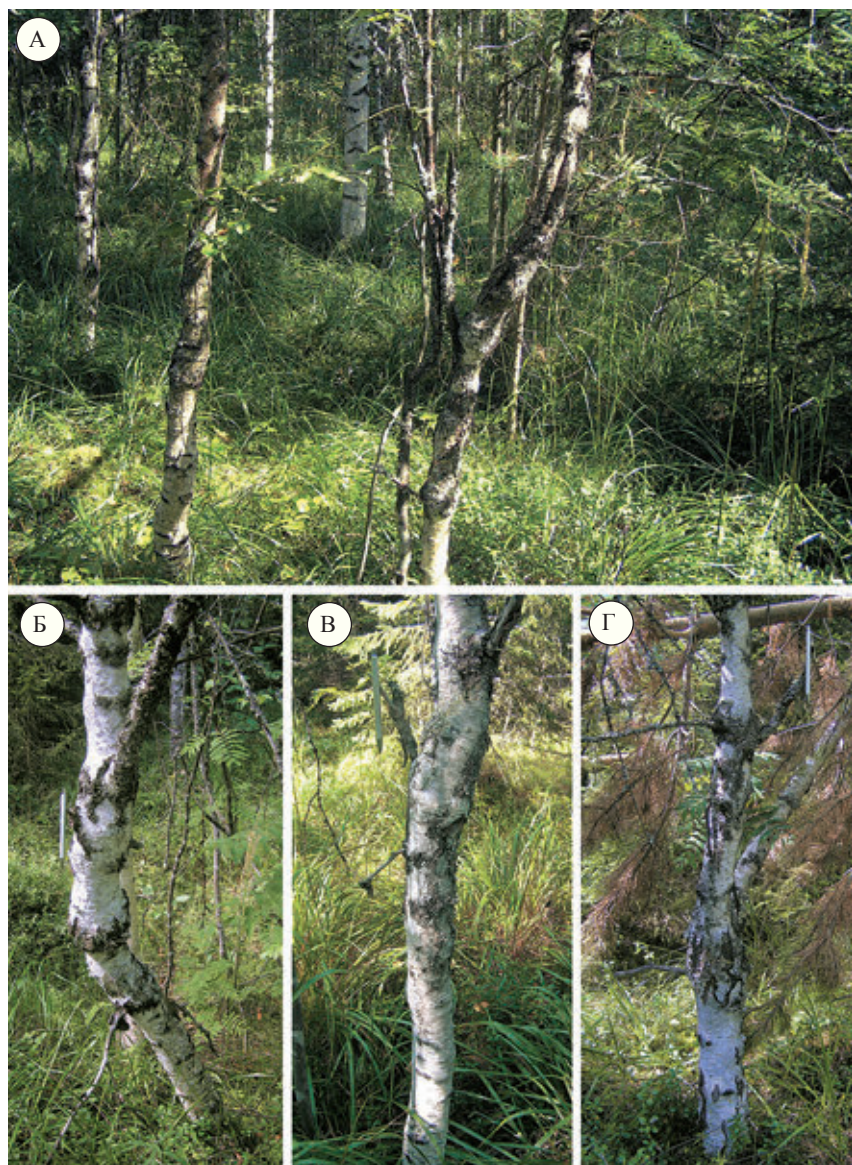


Рис. 77. Общий вид культур (А) и лучшие деревья карельской березы (Б – Г) на территории Лососинского участкового лесничества. Возраст деревьев – 28 лет (Прионежский район, Республика Карелия)

В окрестностях г. Петрозаводска ресурсы карельской березы представлены на участках испытания клонов, один из которых основан сотрудниками Института леса Карельского научного центра, а другой (архив клонов) – работниками лесного хозяйства на территории Петрозаводской лесосеменной плантации.

Участок испытания клонов (см. гл. 5, рис. 117), созданный в начале 70-х годов на Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН, включает вегетативное потомство карельской березы, полученное путем прививки. В качестве привоя служили побеги, отобранные преимущественно в заказниках «Спасогубский» (24 клона) и «Каккоровский» (38 клонов). В настоящее время на участке произрастает около 450 деревьев, из которых представители лучших клонов используются для размножения в культуре тканей.

Архив клонов карельской березы, расположенный на Петрозаводской лесосеменной плантации, был заложен в 1986 г. на площади 0,4 га и включал потомство 40 плюсовых деревьев из 101, выделенных в республике на тот период. Вегетативный материал, использованный в качестве привоя, имел в основном заонежское происхождение (табл. 9). Исходное число привитых растений составило около 200, в настоящее время их количество резко сократилось. Это связано с отмеченными здесь незаконными рубками. Кроме того, в конце 90-х годов на данном участке значительные повреждения растениям были нанесены зайцами.

В Прионежском районе вблизи с. Шелтозеро и д. Шокши (южная часть Республики Карелия) были обследованы лесные культуры карельской березы общей площадью 29,1 га, созданные в 80-е годы.

Таблица 9. Происхождение вегетативного потомства карельской березы, представленного в архиве клонов на Петрозаводской лесосеменной плантации (по: Лаур, 1999а, б)

Место нахождения плюсовых деревьев	Число клонов, шт.	Тип насаждения	
		природное	культуры
Заонежский лесхоз	33	10	23
Спасогубский лесхоз	4	4	–
Ладвинский лесхоз	2	–	2
Петрозаводский лесхоз	1	–	1
Всего	40	14	26

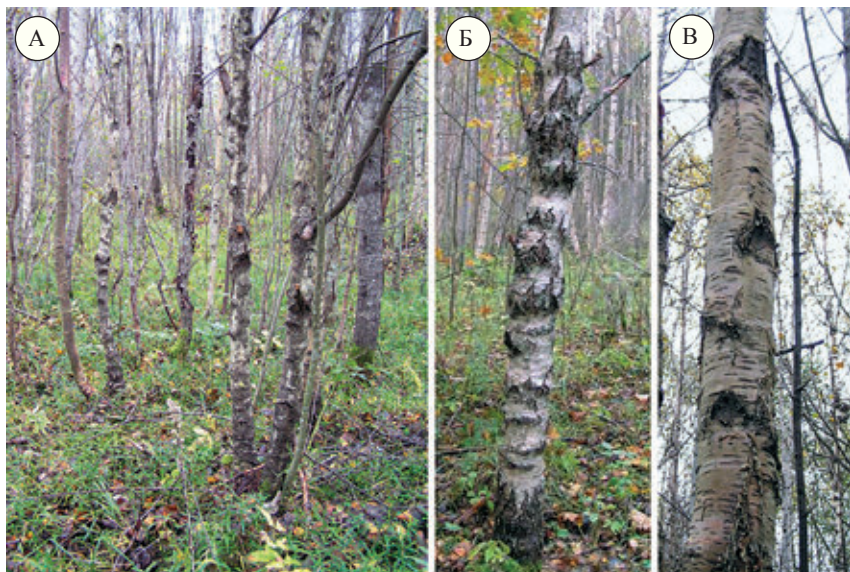


Рис. 78. Культур карельской березы, расположенные в окрестностях с. Шелтозеро: общий вид (А), плюсовое дерево (Б), ледяная береза (В). Возраст деревьев – 25 лет (Прионежский район, Республика Карелия)

Обследование культур карельской березы на территории Шелтозерского участкового лесничества показало относительно низкую частоту (менее 3 %) ее встречаемости (рис. 78, А). Вместе с тем отдельные деревья находятся здесь в очень хорошем состоянии, характеризуются интенсивным ростом как в высоту, так и по диаметру (рис. 78, Б). На этом участке была также обнаружена ледяная береза, которая иногда сопутствует в северных популяциях карельской березе и имеет утолщения на стволе (рис. 78, В), но в ее волнистой древесине отсутствуют темно-коричневые вкрапления, характеризующие узорчатый рисунок карельской березы. Естественное возобновление карельской березы здесь не наблюдается. Относительно высокая доля (более 30 %) особей с явными признаками карельской березы отмечена на другом участке смешанных культур (с елью).

На территории Шокшинского участкового лесничества нами обследованы три искусственно созданных насаждения карельской

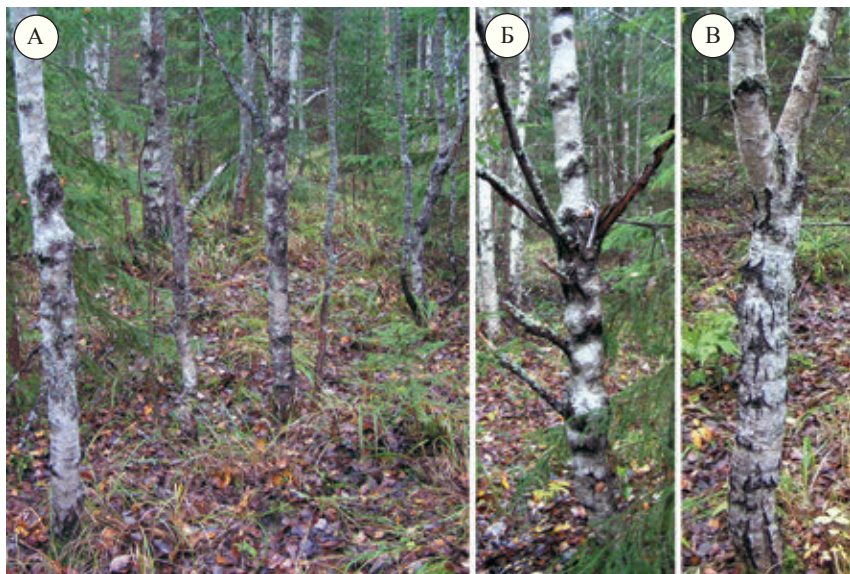


Рис. 79. Культурные карельской березы, расположенные в окрестностях д. Шокши: общий вид (А), деревья с шаровидноутолщенным (Б) и мелкобугорчатым (В) типом поверхности ствола. Возраст деревьев – 20 лет (Прионежский район, Республика Карелия)

березы. Только в одном из них зафиксирована относительно высокая частота встречаемости (около 30–40 %) карельской березы (рис. 79). Однако из них лишь 15 % находились в хорошем состоянии. Возраст деревьев составил 25–30 лет, средняя высота – около 8 м, диаметр ствола – около 15 см. Преобладали растения короткоствольной формы роста с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола (до 60 %). На других участках растения оказались угнетенными, поэтому статус таких лесных культур следует считать утраченным.

В Кондопожском районе культуры карельской березы создавались преимущественно в Кончезерском (в 1972–1989 гг.) и Спасогубском участковых лесничествах (в 1970–1980 гг.). Состояние культур на большей их части является неудовлетворительным: карельская береза встречается здесь только единично, деревья сильно угнетены, их высота не более 10 м при диаметре ствола 12 см.

Участки загущены другими лиственными породами. К 2005 г. на данной территории в хорошем состоянии находились только культуры карельской березы, созданные в 1989 г. в Нелгомозерском участковом лесничестве (площадью 2,6 га) саженцами, полученными из семян от контролируемого опыления. Однако к настоящему времени из-за отсутствия уходов и в данном насаждении наблюдается смена породного состава.

В Кончезерском участковом лесничестве (в районе д. Гомсельга и с. Кончезеро) на двух из пяти участков лесных культур, общей площадью около 8 га, среди 600 деревьев около 100 были с признаками карельской березы (рис. 80). Отсюда следует, что в семенном потомстве, полученном от свободного опыления, соотношение особей с узорчатой и безузорчатой древесиной составило приблизительно 1 : 6. Однако при выполнении регулярных уходов количество деревьев карельской березы было бы значительно больше. На других участках в изученном районе, общей площадью более 48 га, карельская береза не обнаружена.



Рис. 80. Отдельные деревья карельской березы с ярко выраженными косвенными признаками на территории Кончезерского участкового лесничества. Возраст деревьев – 17 лет (Кондопожский район, Республика Карелия)

В Медвежьегорском районе (Заонежье) нами были обследованы лесные культуры карельской березы, расположенные в Толвуйском, Северном, Великогубском участковых лесничествах. Состояние большинства осматриваемых участков оценено как неудовлетворительное. Лишь изредка встречались отдельные экземпляры карельской березы, имеющие удовлетворительное или хорошее состояние (рис. 81).

Основная причина низкого качества культур карельской березы, созданных здесь преимущественно в 70–80-х годах, связана с отсутствием в них своевременных регулярных уходов. В результате растения оказались в состоянии сильного затенения, что вызвало резкое подавление роста, угнетение и дальнейшее выпадение из состава насаждения. Если же культуры были в очень хорошем состоянии, то они подверглись незаконным рубкам. Например, такой факт зарегистрирован вблизи с. Шуньга (рис. 82), где из более чем 1 тыс. деревьев к настоящему времени сохранилось только около 80. Вокруг оставшихся здесь пней отмечено порослевое возобновление, однако на участке активно поселяется самосев сосны.



Рис. 81. Состояние лесных культур карельской березы, расположенных в Заонежье. Возраст деревьев – более 30 лет (Медвежьегорский район, Республика Карелия)



Рис. 82. Последствия незаконных рубок культур карельской березы вблизи с. Шуньга в Заонежье (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

Наряду с этим, на территории Медвежьегорского центрального лесничества находится Заонежская лесосеменная плантация, на которой наибольший интерес представляют три участка с семенным потомством карельской березы, полученным от свободного и контролируемого опыления.

На первом участке посадка растений (всего 8750) проведена в 1980 г. на площади 7 га (рис. 83). Сеянцы получены от свободного опыления. Согласно данным Карельского селекционно-семеноводческого центра, к 2005 г. (т. е. к возрасту 25 лет) количество деревьев, имеющих внешние признаки карельской березы, составило 2408, или 28 % (от общего числа деревьев) (рис. 83, табл. 10). Большинство из них имеет короткоствольную форму роста (66 % от числа «узорчатых» особей), мелкобугорчатый тип поверхности ствола (54 %) и, судя по косвенным показателям, достаточно высокую насыщенность узорчатой текстуры древесины. Появление в потомстве большого числа деревьев кустообразной формы роста связано либо с наследственными свойствами родительских деревьев, с которых велась заготовка семян, либо с повреждениями верхушечных побегов, нанесенными зайцами на ранних этапах их развития.

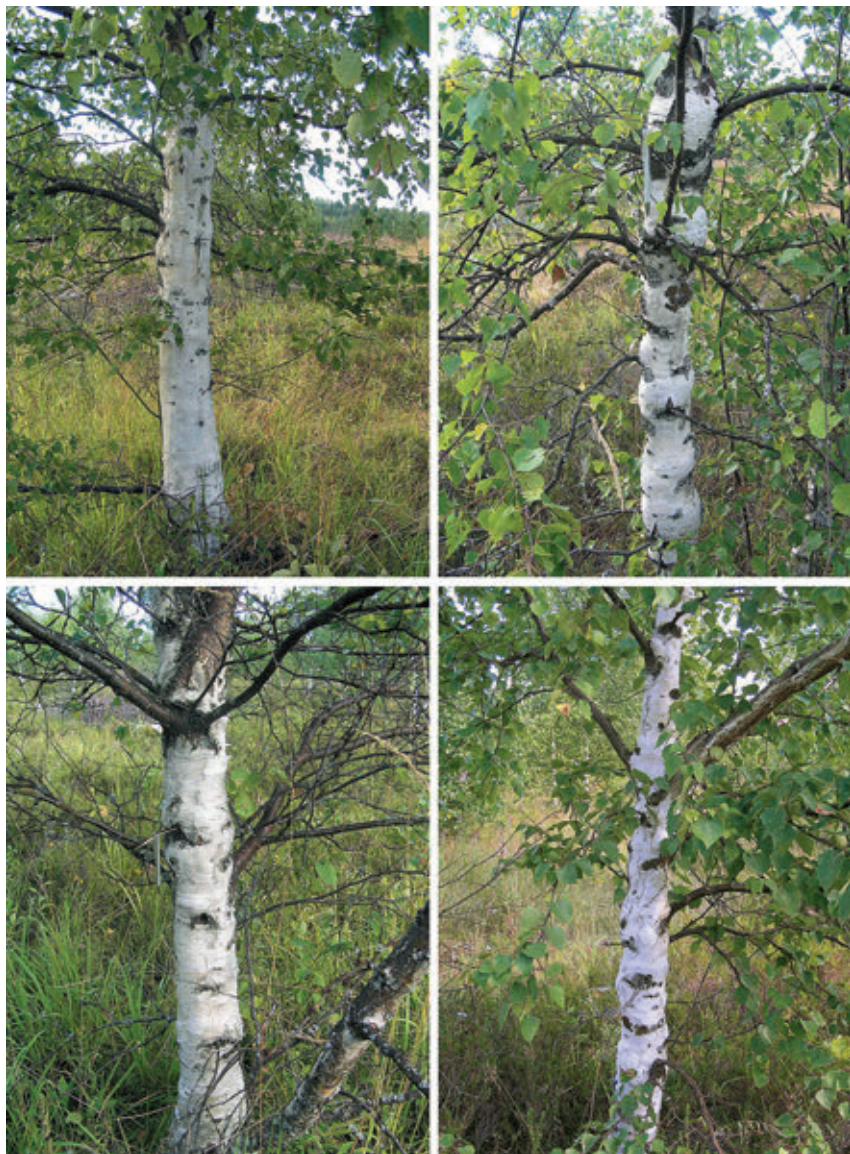


Рис. 83. Примеры лучших деревьев карельской березы, полученных от свободного опыления, на территории Заонежской лесосеменной плантации. Возраст деревьев – 25 лет (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

Таблица 10. Распределение семенного потомства карельской березы по формам роста в зависимости от типа опыления (по данным Карельского селекционно-семеноводческого центра, 2005)

Тип опыления	Количество растений карельской березы, различающихся по форме роста								Количество растений без внешних признаков узорчатой древесины	
	в/ств		к/ств		куст		всего			
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Свободное	421	5	1580	18	407	5	2408	28	6342	72
Контролируемое	313	21	450	30	259	17	1022	68	483	32

Примечание. Формы роста: в/ств – высокоствольная, к/ств – короткоствольная, куст – кустообразная.

Другой участок карельской березы на Заонежской лесосеменной плантации создан с использованием семян от контролируемого опыления в 1987 г. общей площадью 4,8 га. Семенное потомство (всего 1505 растений) на данном участке представлено 20 вариантами скрещивания. В качестве родительских служили плюсовые деревья карельской березы, имеющие ярко выраженные косвенные признаки, свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине (табл. 11). Спустя 18 лет почти 70 % деревьев (или 1022 шт.) имели внешние признаки узорчатой древесины (рис. 84), из них высокоствольные составили 31 % (от числа «узорчатых» особей), короткоствольные – 44 % и кустообразные – 25 %. Число деревьев с мелкобугорчатым типом поверхности ствола находилось приблизительно в равном соотношении с деревьями, имеющими шаровидноутолщенный тип поверхности. В отдельных вариантах скрещивания количество растений карельской березы составило 90 %.

Таблица 11. Характеристика родительских деревьев семенного потомства карельской березы, представленного на Заонежской лесосеменной плантации (по данным Карельского селекционно-семеноводческого центра)

№ дерева	Форма роста	Тип поверхности ствола	Высота, м	Диаметр, см
130	Короткоствольная	Мелкобугорчатый	8,0	15,0
131	Короткоствольная	Мелкобугорчатый	6,0	15,0
132	Короткоствольная	Мелкобугорчатый	7,0	16,0
133	Короткоствольная	Мелкобугорчатый	9,0	22,0
134	Короткоствольная	Шаровидноутолщенный	6,0	15,0
135	Высокоствольная	Мелкобугорчатый	9,5	16,0
136	Высокоствольная	Шаровидноутолщенный	11,0	16,0



Рис. 84. Потомство карельской березы, полученное в результате контролируемого опыления, на территории Заонежской лесосеменной плантации. Возраст деревьев – 18 лет (Медвежьегорский район, Республика Карелия)

К настоящему времени данное искусственно созданное насаждение карельской березы плантационного типа является наилучшим в Республике Карелия. Это прежде всего объясняется тем, что здесь регулярно проводились как агротехнические, так и лесоводственные уходы. Использование семенного посадочного материала, полученного в результате контролируемого опыления, способствовало значительному увеличению в потомстве числа растений, имеющих узорчатую текстуру древесины.

С учетом полученного опыта, сотрудниками Карельского селекционно-семеноводческого центра совместно с работниками лесного хозяйства на Заонежской плантации в 2006 г. был создан третий участок площадью 7 га, включающий более 3,5 тыс. растений карельской березы, полученных от контролируемого опыления лучших деревьев из разных ботанических заказников Карелии («Спасогубский», «Каккоровский», «Анисимовщина»). Сохранность растений к 2008 г. составила 90 %. К настоящему времени

их состояние резко снизилось вследствие отсутствия регулярных уходов.

Таким образом, в период проведения научных экспедиций на территории Карелии было обследовано в целом около 600 га лесных культур и естественных насаждений карельской березы. Состояние большинства (около 70 %) обследованных участков было оценено нами как неудовлетворительное. В результате сильного затенения (при отсутствии регулярных уходов) растения карельской березы испытывают постоянное угнетение, начинают отставать в росте и выпадать из состава насаждения. При этом в первую очередь погибают растения кустообразной и короткоствольной форм роста. В меньшей степени, но также весьма ощутимо страдают от затенения и деревья высокоствольной формы роста. В результате оставшиеся экземпляры карельской березы в культурах представляют собой угнетенные, имеющие низкие таксационные показатели или засыхающие деревья, не представляющие биологической и хозяйственной ценности. Лишь отдельные деревья в таких культурах имеют удовлетворительное или хорошее состояние. Следовательно, основные причины низкого качества культур карельской березы, созданных преимущественно в 1970–1980-х гг., заключаются в отсутствии регулярных агротехнических, а затем лесоводственных уходов, а также в использовании семян от общего сбора. В хорошем состоянии находятся культуры, посадочный материал которых получен из семян от контролируемого опыления, при условии дальнейшего проведения регулярных уходов. Хорошим примером в этом плане являются культуры плантационного типа, расположенные на территории Заонежской лесосеменной плантации. Однако в целом ценный генофонд (плюсовые деревья искусственного и естественного происхождения) в значительной степени подорван в результате незаконных рубок.

3.4. Зарубежный опыт культивирования карельской березы

Помимо России, карельская береза произрастает в Северной, Восточной и местами – Центральной Европе. Следует заметить, что в странах наших северных соседей в равной степени налажено не

только ее выращивание, но и рациональное использование ценной древесины, имеющей высокий спрос на мировом рынке.

Селекция и выращивание березы в Финляндии

По данным финских исследователей (Hintikka, 1926), к 1920–1930-м гг. запасы карельской березы в Финляндии были значительно истощены, и ценная порода оказалась на грани исчезновения. Тем не менее этого не произошло, и до сих пор Финляндия занимает ведущие позиции по продаже карельской березы и изделий из нее на мировом рынке.

Первые культуры карельской березы в Финляндии, и очевидно в мире, были заложены руководителем лесной школы В. Т. Аалтоненом в Падасйоки в 1920 г. (Raulo, Sirén, 1978; Kosonen et al., 2004), положительные результаты стимулировали расширение исследований, которые с 1923 г. стали регулярными и целенаправленными. Позднее, в 1930-х гг., работы по разведению карельской березы были организованы по инициативе Хейкинхеймо (Mikkela, 1992) и продолжены в государственных организациях и частном секторе. Основные мероприятия по ее воспроизводству были осуществлены в южной части Финляндии на естественных для карельской березы широтах (61°48' с. ш., 29°19' в. д.). Дополнительно были выполнены искусственные посадки карельской березы и на более северных для нее территориях (66–68° с. ш., 24–29° в. д.). В результате уже к началу 60-х годов только в разных частях Лапландии было высажено более 34 тыс. саженцев почти на 30 га (Etholén, 1978). Однако в целом севернее разведение березы не практикуется из-за сильного повреждения ее оленями.

В настоящее время в Финляндии береза (в том числе береза повислая, береза пушистая и карельская береза) является одним из главных объектов лесных исследований. Семена березы собираются, главным образом, с деревьев, выращиваемых в крупногабаритных теплицах (рис. 85). Так, к 2002 г. на территории Финляндии действовало 13 таких семенных плантаций, из них на 11-ти выращивали березу повислую, на одной – березу пушистую и также на одной – карельскую березу (Ryynänen, Viherä-Aarnio, 1994). Первая семенная плантация в пленочной теплице была заложена в 1972 г.



Рис. 85. Семена березы в Финляндии собираются преимущественно с деревьев, выращиваемых в теплицах (фото У. Мартинссона – справа)

по инициативе Фонда селекции лесных растений. Число клонов в них обычно варьирует от 33 до 50. Отдельные плюсовые деревья березы в качестве исходного материала для разведения были выбраны в естественных насаждениях еще в конце 40-х годов, одновременно с тем, как это было сделано в отношении сосны и ели. Опыт показывает, что цветение и образование семян березы в теплице начинается в возрасте 2–3 лет. Урожайность семян составляет в среднем 20 кг на 1000 м² в год.

Для ежегодного посева в Финляндии используется 40–50 кг семян березы повислой и 6–7 кг карельской березы (General Statistics..., 2001). Из 1 кг семян получается около 500–700 тыс. семян, 90 % которых выращиваются с закрытой корневой системой. С 90-х годов прошлого столетия ведется коммерческое размножение карельской березы в культуре *in vitro*. Стоимость одного растения березы повислой варьирует от 0,2 до 0,4 евро в зависимости от типа и размера растения, карельской березы семенного происхождения – 0,4–0,5 евро, а выращенного в культуре тканей – 1 евро.

В Финляндии молодые культуры березы также подвержены повреждению лосями (Viherä-Aarnio, Heikkilä, 2006; Niemistö et al., 2008), зайцами и мышевидными грызунами. Повреждения зайцами

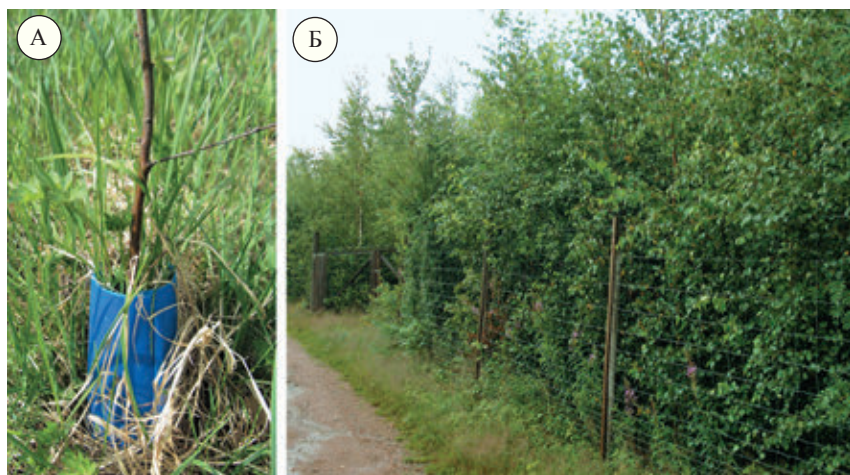


Рис. 86. Примеры применяемых в Финляндии и Швеции средств защиты саженцев карельской березы от повреждений мышевидными грызунами (А), а также зайцами и лосями (Б)

случаются чаще в конце зимы, а лосями – в период вегетации, когда деревья покрыты листвой. При повреждении лосями и зайцами растения в большинстве случаев выживают, а окоренные в результате повреждения ствола мышевидными грызунами – чаще погибают. Для защиты культур от повреждений мышевидными грызунами в настоящее время применяют специальные ограждения в виде пластиковых труб (рис. 86, А) различного сечения (Фогилев, 1986), а также проводят защитную обработку специальными составами (Teusan, 1983; Ermala, 2009, устное сообщение). Для защиты от зайцев и лосей обычно используются ограждения из проволоки (рис. 86, Б).

В 90-е годы общая площадь культур карельской березы в Финляндии (рис. 87) существенно выросла, увеличиваясь ежегодно на 150–250 га (Martinsson, 1995). В период 2000–2006 гг. новые культуры создавались в среднем на площади 330 га ежегодно (Hagqvist, Mikkola, 2008). В последние годы наметилась тенденция небольшого сокращения объемов посадки. Сеянцы выращиваются только из селекционно улучшенных семян в теплицах. Густота посадки составляет от 1200 до 2000 растений на 1 га. Для обеспечения нор-

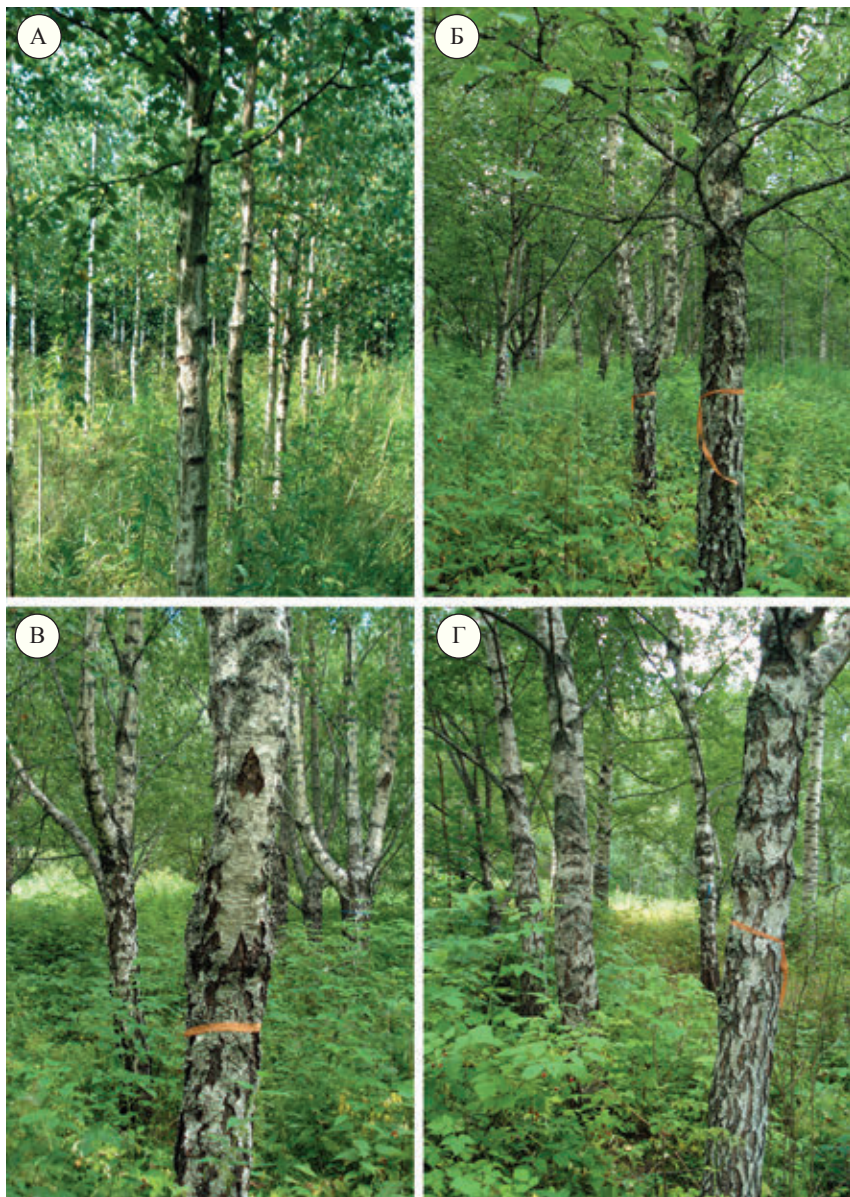


Рис. 87. Культуры карельской березы в Финляндии. Возраст деревьев – 9 лет (А) и 22 года (Б–Г) (60 км к северу от г. Хельсинки)

мального развития саженцев в течение, по меньшей мере, семи лет после посадки в культурах ведутся агротехнические и регулярные лесоводственные уходы: скашивание травянистой растительности, удаление поросли, обрезка сучьев. При необходимости применяют гербициды, неукоснительно соблюдая ограничения по срокам их применения. Растения, которые не проявляют признаков узорчатости, из насаждения удаляют. Эти работы выполняют в возрасте культур от 10 до 13 лет при высоте растений от 7 до 9 м.

Таким образом, активные исследования по селекции и выращиванию березы (включая карельскую березу) в Финляндии начались в 60-е годы прошлого века. Семенные плантации, создаваемые для получения семян улучшенного качества, размещаются в крупногабаритных теплицах. Карельская береза, кроме того, размножается с помощью культуры тканей. К настоящему времени общая площадь культур карельской березы в Финляндии составляет более 5 тыс. га. Они, как правило, находятся в очень хорошем состоянии. При закладке культур карельской березы используются рекомендации, составленные для культур березы повислой, с небольшими дополнениями. В культурах проводятся регулярные уходы, поддерживающие их рост и развитие. Для борьбы с зарастанием травянистой растительностью на участках применяются гербициды, а для охраны от повреждения млекопитающими – специальные ограждения.

Выращивание карельской березы в Швеции

Выращивание карельской березы в Швеции долгое время было «неразвитой нишей в шведском лесном хозяйстве» (Martinsson, 1995), так как с середины 50-х годов работы по изучению карельской березы здесь были приостановлены.

В настоящее время культуры имеются как в южной, так и в центральной части Швеции (рис. 88). Схема посадки растений сильно варьирует ($2,5 \times 2,5$; $0,5 \times 3$; 1×3 ; 2×3 ; 2×4 ; 6×6 м и т. д.). В первые два-три года после посадки саженцев на участках ведется скашивание травянистой растительности, что в значительной степени способствует их высокой приживаемости и сохранности. Анализ культур карельской березы показал, что в первые 10–12 лет по мере их формирования густота не оказывает сильного влияния на



Рис. 88. Культуры карельской березы (возраст – 20 лет) в Швеции при регулярном уходе (А) и осуществляемом только в первые три года после посадки (Б)

рост и развитие деревьев. Так, к десяти годам развития высота растений на обследованных нами культурах в Швеции варьировала от 2 до 6 м при диаметре ствола от 3 до 13 см (рис. 88, А). Длительное отсутствие регулярных уходов на некоторых участках вызывало отставание в росте отдельных деревьев, которые с трудом выдерживают конкуренцию с сопутствующими породами и травянистой растительностью (рис. 88, Б). Но, с другой стороны, они могут стимулировать рост карельской березы в высоту и сдерживать формирование боковых побегов.

В целом в Швеции в последние 10–15 лет интерес к выращиванию карельской березы заметно усилился. Но из-за трудоемкости работ с культурами выращивание карельской березы ведется преимущественно в частном секторе. Культуры, как правило, находятся в хорошем состоянии. Проводятся регулярные уходы, включающие скашивание травянистой растительности, обрезку сучьев, а также защита от повреждений млекопитающими. При уходе за культурами иногда используется выпас лошадей. Для защиты от лосей применяются ограждения с подачей тока слабого напряжения.

Выращивание карельской березы в Дании

В Дании с начала 1990-х гг. среди лесовладельцев появилось довольно много желающих, которые проявили интерес к выращиванию породы, имеющей узорчатую текстуру древесины. Отличительной особенностью культур карельской березы в Дании является то, что во многих случаях ее высаживают вместе с сопутствующими породами, например, малиной или лещиной (рис. 89, А). Иногда в культурах карельской березы выращивают широко известные датские новогодние ели (рис. 89, Б). Они дают разовый дополнительный доход примерно через 10–13 лет после посадки. Однако при использовании ели в качестве сопутствующей породы необходимо выбирать оптимальные интервалы между саженцами, чтобы ель успела вырасти до нужного размера и сохранила хорошее состояние хвои и побегов до начала смыкания крон деревьев карельской березы. Для удаления травянистой растительности в Дании часто используют химическую обработку (рис. 90).



Рис. 89. Смешанные культуры карельской березы с малиной (А) и елями (Б) в Дании (70 км на запад от г. Копенгагена)



Рис. 90. Культуры карельской березы, выращиваемые с применением химического воздействия на травянистую растительность (А) и без него (Б) в Дании (70 км на запад от г. Копенгагена)

Таким образом, в последние десятилетия в Дании также повысился интерес к выращиванию карельской березы. Лесовладельцы покупают саженцы преимущественно в Финляндии. Основная цель создания культур – получение быстрорастущей узорчатой древесины, имеющей высокий спрос на мировом рынке.

В целом можно констатировать, что в настоящее время наиболее активное разведение карельской березы осуществляется в Финляндии, Швеции и Дании. Не исключено, что культуры карельской березы имеются и в других странах, где лесовладельцы или фермеры проявляют интерес к ценной древесине карельской березы, покупая посадочный материал, к примеру, в Финляндии.



Глава 4

ДИНАМИКА РЕСУРСОВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ И АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

4.1. Особенности популяционно-генетической структуры карельской березы

Древесные растения, несмотря на присущие им видовые особенности, обладают рядом общих признаков, оказывающих существенное влияние на формирование и поддержание генетической структуры их популяций. В частности, им присущи многолетний цикл развития с относительно поздним вступлением в репродуктивную фазу, жестко прикрепленный (неподвижный) образ жизни и, как правило, сравнительно высокая численность (Hamrick et al., 1992; Hamrick, Godt, 1996; Алтухов и др., 2004; Hamrick, 2004). Помимо этого, деревья обычно характеризуются широкой нормой реакции, высокой пластичностью и толерантностью к условиям внешней среды, вследствие чего они могут занимать значительный по площади ареал.

У карельской березы, конкретные места произрастания которой зачастую значительно удалены друг от друга, обмен пыльцой между растениями не происходит или затруднен. Вместе с тем, как и многие другие древесные растения, она относится к перекрестноопыляемым видам, что теоретически могло бы способствовать ее внутри- и межвидовой гибридизации, препятствуя инбридингу при опылении, и формированию локальных субпопуляций при распространении семян. Однако подобные представления о неограниченной миграции не соответствуют реальной ситуации и особенностям популяционной структуры древесных растений даже при

отсутствии каких-либо физико-географических преград (Алтухов и др., 2004). Во многом это связано с тем, что дальность распространения семян и пыльцы у них весьма ограничена. К примеру, семена осины и ивы могут разноситься ветром (при средней скорости 3,5 м/с) на расстояние до 1 км, а у березы повислой – до 250 м (Денисов и др., 1973). Эти расстояния, очевидно, соответствуют и дальности рассеивания пыльцы (Удра, 1988). Однако реально существующий радиус распространения семян и пыльцы, очевидно, значительно меньше, поскольку рядом растущие деревья являются преградой на их пути. Более того, и жизнеспособность пыльцы у большинства видов древесных резко падает с увеличением времени и дальности расстояния. Также не все семена достигают подходящих для их развития микроклиматических условий.

Кроме того, следует иметь в виду, что в границах всего ареала в местах естественного произрастания (за исключением Беларуси) у карельской березы наблюдается низкая численность (от единичных деревьев до нескольких десятков и редко сотен) (см. гл. 2), которая, как известно, является одним из основных параметров в характеристике популяций. Наряду с ним, в популяционной генетике также очень важен такой показатель, как эффективная численность популяции, которая определяется как число особей, активно участвующих в процессе воспроизводства. Поскольку в популяции часть особей, как правило, может находиться в пре- или постгенеративной стадии, то эффективная численность может оказаться значительно меньше общей. У карельской березы, как уже было сказано, большая часть деревьев в природных популяциях по возрасту являются спелыми или даже перестойными, т. е. находятся в постгенеративной (сеньильной) стадии развития.

Согласно мнению ряда исследователей, эффективная численность популяции под влиянием тех или иных неблагоприятных факторов внешней среды может резко снизиться и приблизиться к критической (Сулей, 1983; Франклин, 1983; Яблоков, 1987; Алтухов, 1995, 2003, 2004; Хедрик, 2005). Опасностью отрицательных последствий в данном случае становится инбридинг (близкородственное скрещивание). Популяция при этом становится все более гомозиготной. При увеличении гомозиготности на 10 % общая репродуктивная

способность популяции может снизиться на 25 %. Более того, при малой величине популяции существует достаточно высокая вероятность случайной утери редких аллелей (участвующих, например, в формировании узорчатой текстуры древесины), которые в новом поколении могут отсутствовать уже у половины деревьев (Алтухов и др., 2004; Падутов и др., 2008). На основании экспериментальных исследований с животными М. Сулей (1983) пришел к заключению, что допустимая степень инбридинга в популяции не должна превышать 1 %. Это соответствует размерам генетически эффективной численности популяции, представленной 50 особями. Исходя из этого, Я. Франклин (1983) определил реальную величину популяции, обеспечивающую ее надежное выживание, – не менее 500 индивидуумов. В стабильных по численности популяциях количество особей, оставляющих потомство, должно быть равно числу таких особей в предыдущих поколениях.

В отличие от животных, при определении эффективной численности популяций древесных растений возникают значительные трудности. Более того, принципиальные различия имеются даже между хвойными и лиственными растениями. Первые с генетической точки зрения выделяются среди древесных растений важными особенностями репродуктивного цикла (Тренин, 1988; Третьякова, 1990). Отсутствие двойного оплодотворения и наличие гаплоидного эндосперма в их семенах дают возможность разделить материнский и отцовский вклад в генотип потомка. Следовательно, репродуктивная система хвойных предоставляет уникальную возможность определять аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет, зародышей и взрослых деревьев, используя один и тот же материал – семена, полученные от свободного опыления (Гончаренко, Падутов, 2001; Падутов, 2001; Ильинов и др., 2012). В отличие от хвойных, у лиственных пород отсутствие гаплоидного эндосперма в семенах затрудняет изучение системы скрещивания, вследствие чего популяционно-генетические работы у них, как правило, ограничиваются только анализом генетического разнообразия и инбридинга.

Именно в силу этих обстоятельств в настоящее время по сути дела отсутствуют экспериментально обоснованные данные о реальных величинах, характеризующих эффективную численность

популяций лиственных древесных растений, включая и карельскую березу.

Продолжительность существования изолированных популяций в значительной степени зависит от занимаемой ими площади. Причем площадь и время, например, в процессе вымирания популяций играют противоположную роль: то, что происходит на большой территории за столетия, на малой протекает в течение десятилетий (Сулей, 1983; Франклин, 1983). Низкая численность вида почти всегда свидетельствует о его уязвимости. Сокращение количества деревьев карельской березы в природных популяциях и отсутствие у нее естественного возобновления фактически говорит о том, что ее популяции находятся под угрозой исчезновения, и для восстановления ее численности и генетического разнообразия в данном случае требуется вмешательство человека и проведение специальных мероприятий по ее искусственному воспроизводству.

Сейчас во многих странах мира разрабатывается система особо охраняемых природных территорий. Однако в случае создания одного резервата, содержащего ценные виды, возрастает риск накопления рецессивных мутаций в силу происходящего инбридинга. Поэтому для поддержания генетического разнообразия важно иметь несколько особо охраняемых природных территорий. В странах Северной Европы ведутся активные работы по плантационному выращиванию карельской березы. В условиях Карелии для сохранения генофонда карельской березы наиболее приемлемое решение видится в сохранении уже существующих ботанических заказников и создании нескольких новых, небольших по площади охраняемых природных территорий, основанных на ее реинтродукции и плантационном выращивании.

Среди антропогенных факторов, вызывающих деградацию лесов, наиболее очевидным и легко регистрируемым является вырубка деревьев. Она оказывает негативное влияние на древесные виды вследствие сокращения их ареалов и фрагментации, снижения общей и эффективной численности и плотности популяций, вплоть до исчезновения отдельных локальных популяций и даже целых видов. Рубки, ликвидируя часть генотипов, неминуемо ведут к генетическому обеднению популяций (уменьшению генетического разнообразия). Практически все европейские страны прошли одинаковые стадии в

развитии лесного хозяйства – от бесконтрольного истребления лесных ресурсов до более или менее сбалансированного сочетания рубок и искусственного воспроизводства (Алтухов и др., 2004). Например, карельская береза, как правило, вырубалась ради высокоценной древесины. В результате таких выборочных рубок (в том числе и незаконных) в настоящее время многие природные популяции в границах ее ареала представлены преимущественно деревьями со слабо выраженной текстурой древесины или измененной формой роста, сформированной порослевыми побегами вокруг пней, оставшихся от ранее спиленных деревьев. Среди опосредованных воздействий на генетическую структуру насаждений, подвергшихся рубке, следует отметить изменение типа опыления, обуславливающего, в частности, увеличение частоты самоопыления и близкородственных скрещиваний.

Сложная пространственная структура популяции лишь в особых случаях приводит к ее дифференциации и последующему формообразованию. Большинство межпопуляционных различий имеет полигенную природу (Шварц, 1980). При этом один и тот же признак может иметь различную генетическую основу, а совместное действие разных генов может оказывать взаимно усиливающий эффект. Об этом, например, свидетельствуют результаты контролируемого опыления. Так, в гибридном потомстве карельской березы часто встречаются генотипы, обладающие более выраженным фенотипическим проявлением косвенных признаков узорчатой древесины по сравнению с родительскими деревьями. Поэтому для восстановления природных нарушенных популяций и фитоценозов необходимо проводить реинтродукцию и дополнять популяции новыми растениями. Благодаря этому отдельные популяции способны успешно преодолеть критический период резкого сокращения численности, произошедшего под влиянием тех или иных неблагоприятных внешних факторов (Майр, 1974; Алтухов, 2003; Хедрик, 2005), и восстановить свой состав. В частности, у карельской березы имеются достаточно широкие возможности для адаптации к окружающей внешней среде, поскольку она характеризуется хорошо выраженным полиморфизмом. Как уже отмечалось, в большей степени он проявляется по форме роста, типу поверхности ствола и насыщенности рисунка в древесине (см. гл. 1).

Многолетние наблюдения за ростом и развитием семенного потомства карельской березы позволяют предположить существование внешне не очень заметных (или скрытых во времени) изменений типа поверхности ствола у деревьев в онтогенезе. Так, изучая динамику проявления признаков карельской березы в зависимости от возраста, А. П. Евдокимов (1989) отмечал, «...что особи с отдельными вздутиями на поверхности ствола по мере развития узорчатости переходят в категорию особей с мелкобугорчатой поверхностью ствола». Автор считает, что «признаки „мелкая бугорчатость“ и „отдельные вздутия“ характеризуют один и тот же процесс формирования узорчатой древесины на разных возрастных стадиях» (с. 46). По данным Н. О. Соколова (1950), «с возрастом неровнобугорчатая поверхность выравнивается (сглаживается), так как на стволе развивается кора с толстой коркой» (с. 52). Особенно ярко возрастная изменчивость поверхности ствола проявляется в начале образования узорчатой текстуры в древесине, получая наибольшее развитие к 25–30 годам, а затем в онтогенезе может происходить ослабление этого процесса (Евдокимов, 1989; Ермаков и др., 1995).

Изучение динамики проявления признаков узорчатой текстуры древесины (в частности, по типу поверхности ствола) у растений карельской березы на протяжении более чем 30 лет их роста и развития в условиях Карелии позволило высказать предположение о преобладании отдельных типов поверхности ствола у деревьев с различной формой роста и о возможности их определенных изменений в онтогенезе. Для его проверки использовали кластерный и факторный анализ (Ветчинникова, 2011).

Внешне заметное проявление косвенных признаков узорчатой древесины у деревьев карельской березы, как правило, наблюдается в первое десятилетие – в виргинильный период их развития (табл. 12), что часто совпадает с их переходом в генеративную фазу. У короткоствольных и кустообразных экземпляров внешние признаки карельской березы проявляются раньше, еще на этапе виргинильного развития. Установлено, что у гибридного потомства, имеющего высоко- и короткоствольную форму роста, преобладают шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, у кустообразных особей – шаровидноутолщенный (табл. 12).

Таблица 12. Изменение доминирующих типов поверхности ствола у деревьев карельской березы различных форм роста в онтогенезе (по данным кластерного анализа)

Стадии развития деревьев	Тип поверхности ствола		
	I кластер	II кластер	III кластер
Высокоствольная форма роста			
Виргинильные	Без признаков Мелкобугорчатый Шаровидноутолщенный	Без признаков Мелкобугорчатый Со слабыми признаками	0
Молодые генеративные	Мелкобугорчатый Без признаков	Мелкобугорчатый Шаровидноутолщенный	0
Средневозрастные генеративные	Бугорчатый Бугорчатый Шаровидноутолщенный Ребристый	Без признаков Бугорчатый Шаровидноутолщенный Ребристый	0
Короткоствольная форма роста			
Виргинильные	Со слабыми признаками Ребристый	Без признаков	Мелкобугорчатый
Молодые генеративные	Без признаков Шаровидноутолщенный Мелкобугорчатый Ребристый	Со слабыми признаками Ребристый Мелкобугорчатый Бугорчатый Шаровидноутолщенный	Шаровидноутолщенный Бугорчатый Бугорчатый Ребристый
Средневозрастные генеративные	Ребристый Со слабыми признаками Мелкобугорчатый	Ребристый Шаровидноутолщенный	0
Кустообразная форма роста			
Виргинильные	0	Шаровидноутолщенный Без признаков	Мелкобугорчатый Бугорчатый Шаровидноутолщенный
Молодые генеративные	0	Шаровидноутолщенный Мелкобугорчатый	0
Средневозрастные генеративные	0	0	0

Примечание. Позиции доминирующих типов поверхности ствола располагаются в порядке уменьшения частоты их встречаемости.

Использование факторного анализа (табл. 13, 14) позволило выявить определенные закономерности в изменении фенотипического проявления признаков поверхности ствола у гибридного потомства карельской березы в процессе онтогенеза. У части деревьев независимо от формы роста проявляется шаровидноутолщенный тип поверхности ствола. У большинства высоко- и короткоствольных форм устойчиво развивается мелкобугорчатый тип поверхности ствола. Обычный безузорчатый тип в течение более 30 лет развития сохраняется неизменным у высокоствольных форм роста растений, у короткоствольных он возможен только у виргинильных и молодых генеративных растений. Ребристый тип поверхности ствола устойчиво развивается у высокоствольных растений, а у короткоствольных он сменяется узорчатым типом после наступления генеративной фазы.

Таблица 13. Фенотипическое проявление типа поверхности ствола у короткоствольной и кустообразной форм роста карельской березы на разных этапах их онтогенеза (по результатам факторного анализа)

Тип поверхности ствола	Форма роста							
	короткоствольная					кустообразная		
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₁	F ₂	F ₃
Виргинильные деревья								
Шаровидноутолщенный	-0,08	0,73	-0,39	0,13	-0,21	0,29	0,78	-0,04
Мелкобугорчатый	-0,26	-0,45	-0,09	0,70	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,35	-0,22	0,35	-0,68	-0,42	-0,18	-0,54	-0,37
Ребристый	-0,16	0,13	-0,15	-0,44	0,77	0	-0	0
Без признаков	0,06	-0,06	0,73	0,41	-0,08	0	-0	0
Со слабыми признаками	0,05	-0,22	-0,01	0,28	0,81	0	-0	0
Молодые генеративные деревья								
Шаровидноутолщенный	0,03	0,93	-0,03	-0,06	0,01	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,85	-0,33	-0,01	0,21	0,03	-0,21	0,32	0,81
Бугорчатый	0,87	-0,34	-0,04	-0,18	-0,04	-0,24	0,71	-0,55
Без признаков	-0,18	0,04	0,83	0,05	-0,07	0	-0	0
Средневозрастные генеративные деревья								
Шаровидноутолщенный	0,08	0,87	0,20	-0,09	0,02	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,88	-0,34	0,01	0,11	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,93	-0,14	-0,13	-0,08	-0,04	0	-0	0

Примечание. Здесь и в табл. 14: значения больше 0,5, выделенные полужирным шрифтом, отражают доминирование в проявлении признака. F₁-F₅ – факторные нагрузки.

Таблица 14. Фенотипическое проявление типа поверхности ствола у высокоствольной формы карельской березы на разных этапах онтогенеза (по результатам факторного анализа)

Тип поверхности ствола	Факторные нагрузки					
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆
Виргинильные деревья						
Шаровидноутолщенный	-0,03	-0,01	-0,11	0,87	0,05	0,02
Мелкобугорчатый	-0,10	0,08	0,89	-0,19	-0,16	-0,13
Бугорчатый	0,32	0,45	-0,07	-0,33	0,46	-0,36
Ребристый	0,95	-0,04	-0,09	0,01	-0,01	0,08
Без признаков	-0,27	-0,77	-0,45	-0,05	-0,18	0,22
Со слабыми признаками	0,02	0,85	-0,08	0,16	-0,00	0,11
Молодые генеративные деревья						
Шаровидноутолщенный	-0,18	-0,09	-0,22	0,02	0,87	-0,23
Мелкобугорчатый	0,13	0,01	0,93	0,13	-0,08	0,15
Бугорчатый	-0,07	-0,14	-0,54	0,03	-0,67	-0,41
Ребристый	0,34	0,34	-0,26	-0,52	0,16	0,40
Без признаков	-0,13	0,19	0,10	0,50	-0,38	0,01
Со слабыми признаками	-0,07	0,03	0,05	-0,03	-0,03	0,96
Средневозрастные генеративные деревья						
Мелкобугорчатый	0,10	0,68	0,12	-0,50	-0,01	0,16
Бугорчатый	0,69	0,20	0,03	-0,23	-0,12	-0,24
Ребристый	0,97	-0,02	-0,10	-0,01	-0,02	0,06
Без признаков	-0,71	-0,51	-0,12	0,41	0,06	0,03
Со слабыми признаками	0,82	0,13	0,30	-0,03	0,01	-0,07

Многолетние исследования также показали, что карельская береза характеризуется разнообразием не только по форме роста и типу поверхности ствола, но и по плотности рисунка древесины. Причем такое разнообразие проявляется как в одинаковых условиях произрастания, так и в разных частях ее ареала. Поэтому по основным типам поверхности ствола можно ориентировочно определить степень насыщенности рисунка в древесине. К примеру, ребристый тип поверхности ствола, как правило, свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или его полном отсутствии в «перехватах». Наиболее равномерное распределение узорчатой древесины в стволах карельской березы наблюдается у деревьев мелкобугорчатого типа.

Резюмируя все сказанное, можно заключить, что ареал карельской березы носит фрагментированный характер, а численность популяций находится на критическом уровне. По возрастной структуре в ее популяциях преобладают растения, находящиеся на постгенеративной стадии развития, однако фенотипическое разнообразие деревьев по форме роста и типу поверхности ствола наблюдается в границах всего ареала. Для сохранения генофонда наиболее ценных, а также занесенных в Красную книгу видов, включая и карельскую березу, во многих странах идут по пути увеличения количества питомников, специальных хозяйств, из которых в дальнейшем возможно распространение растений как *in situ* (в места естественного произрастания), так и *ex situ* (за пределы мест естественного произрастания – в дендрарии, семенные банки, архивы клонов). Причем в питомниках минимальная эффективная численность популяции может быть намного меньше, чем в природных популяциях.

4.2. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Республике Карелия

4.2.1. Молекулярное маркирование генома представителей рода *Betula* L.

Как уже отмечалось, представители рода Береза произрастают в Северном полушарии и обладают обширным ареалом в умеренных и арктических зонах Европы, Азии и Северной Америки. В зависимости от особенностей проявления морфологических признаков и региона произрастания их разделяют на четыре подсекции. Так, на крайнем юге более распространены виды подсекций *Costatae* и *Acuminatae*, в умеренном поясе – виды подсекции *Albae*, а на крайнем севере – преимущественно виды подсекции *Nanae* (Consensus document..., 2003).

Виды березы подсекций *Albae* и *Nanae* являются важнейшим компонентом лесных и лесотундровых ценозов Восточной Феноскандии, к которой относится территория Республики Карелия. Только в данном регионе в силу его географического положения и геоморфологических особенностей береза произрастает на север-

ном пределе распространения древесной растительности и характеризуется широким полиморфизмом многих фенотипических признаков. Вариабельность признаков обусловлена, с одной стороны, генетическими особенностями конкретных видов и их приспособлением к особым условиям Севера, являющимся предельными для выживания растений, а с другой – наличием естественной гибридизации близкородственных видов при перекрывании их ареалов, что подтверждается присутствием особей со «смешанным» проявлением таксономических признаков (см. гл. 1, рис. 19). Добавим к этому, что имеются сложности в применении цитогенетического анализа из-за мелких размеров хромосом у березы при довольно большом их количестве (от 28 до 112). В силу этих обстоятельств филогения и взаимоотношения видов в роде *Betula* в данном регионе довольно сложны, систематика чрезвычайно затруднена и нуждается в новых методических подходах.

Поэтому в последние годы был предпринят ряд попыток использовать биохимические и молекулярно-генетические маркеры, такие как, например, состав флавоноидов, нуклеотидные последовательности ядерной и хлоропластной ДНК (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005), микросателлитные последовательности ДНК (Nagamitsu et al., 2006). При использовании этих маркеров получены весьма полезные и интересные сведения об эволюции рода *Betula*. Тем не менее с их помощью пока не удалось получить исчерпывающую информацию о филогенетических взаимоотношениях между разными видами березы. Так, привлечение данных о последовательности хлоропластной ДНК *matK* в качестве молекулярного маркера позволило дифференцировать только три вида березы от других, распространенных в Северной Америке (Järvinen et al., 2004). Таким образом, маркеры, по-настоящему эффективные для анализа сложных филогенетических взаимоотношений внутри рода *Betula*, пока еще не найдены.

Некоторые исследователи пытаются использовать для молекулярного маркирования генома представителей рода *Betula* инвертированные повторы ДНК. Этот метод, названный RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), основан на полимеразной цепной реакции (ПЦР) (PCR – Polymerase Chain Reaction) с одним коротким

(9–10 нуклеотидов) олигонуклеотидным праймером произвольной структуры. Случайный праймер должен связываться с обеими цепями ДНК-мишени таким образом, что будет амплифицироваться любой участок генома, содержащий две комплементарные праймеру последовательности (инвертированные повторы), которые ограничивают сегмент ДНК длиной от 100 до 3000 пар нуклеотидов (п. н.). Такие последовательности широко используются для генетического картирования, оценки степени родства между популяциями и видами, изучения уровня генетического разнообразия популяций как растений, так и животных.

Нами RAPD-анализ использован для изучения генетического родства между представителями рода *Betula*, произрастающими на территории Восточной Финляндии. При этом объектами исследований явились виды рода *Betula*, относящиеся к подсекции *Albae*: *B. pubescens* Ehrh. – береза пушистая, *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* (N. I. Orlova) Hämet-Ahti – береза Черепанова, *B. pendula* Roth – береза повислая, *B. davurica* Pall. – береза даурская, *B. papyrifera* Marshall – береза бумажная, *B. platyphylla* Sukachev – береза плосколистная, подсекции *Costatae*: *B. ermanii* Cham. – береза Эрмана, *B. lutea* F. Minhx. – береза желтая и подсекции *Nanae*: *B. nana* L. – карликовая береза, *B. fruticosa* Pall. – береза кустарниковая. Кроме того, береза повислая была представлена ее разновидностями – карельской березой *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, далекарлийской березой *B. pendula* Roth f. *dalecarlica* (L. f.) Schneid, выделенной в последние годы в ранг вида *B. palmata* Borkh (Цвелев, 2002), и березой разнолистной *B. pendula* Roth f. *lobulata* (Kit) Numan. Часть изученных нами растений находится на экспериментальных участках Института леса Карельского научного центра РАН (в окрестностях г. Петрозаводска), другая – на территории Ботанического сада университета г. Хельсинки.

Методические детали этой работы подробно описаны в ряде публикаций (Топчиева и др., 2008; Ветчинникова и др., 2011б, 2012б). Для оценки вариабельности генома для каждого из праймеров определяли отношение полиморфных, т. е. встречаемых не во всех RAPD-спектрах анализируемых образцов, фрагментов к общему числу амплифицированных фрагментов (рис. 91).

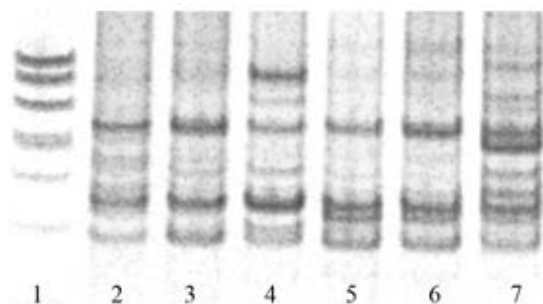


Рис. 91. RAPD-спектры березы повислой, карельской березы и далекарлийской березы при использовании праймера 5'-gtagctgacg-3':

1 – маркер молекулярного веса (100–1000 п. н.), 2–7 – ПЦР-фрагменты из разных образцов березы

На основании проведенной работы виды рода *Betula* классифицировали по степени сходства RAPD-спектров. Для проведения статистического анализа полученных результатов по каждому из использованных праймеров были составлены бинарные матрицы, в которых присутствие или отсутствие фрагментов с одинаковыми молекулярными массами обозначали как «1» или «0». На основании суммарной матрицы были рассчитаны коэффициенты попарного сходства между видами, которые далее использовались для построения дендрограммы методом невзвешенного попарного среднего UPGMA (Unweighted Pair-Group Method Using Arithmetic Averages) (Bacelajau et al., 1996). В качестве критерия попарного сходства был выбран коэффициент Жаккара.

Исследования показали, что спектры, полученные при использовании разных праймеров, различались как по количеству фрагментов ДНК, так и по их вариабельности (рис. 92).

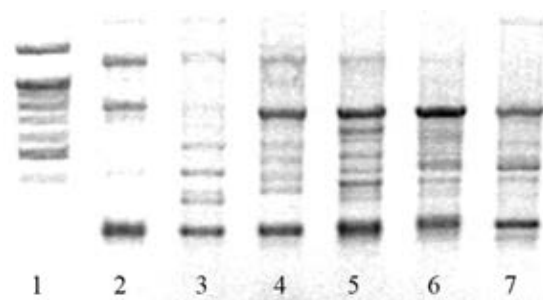


Рис. 92. RAPD-спектры березы повислой, карельской березы и далекарлийской березы при использовании праймера 5'-gtctatgcga-3':

1 – маркер молекулярного веса (100–1000 п. н.), 2–7 – ПЦР-фрагменты из разных образцов березы

Для RAPD маркирования генома березы были использованы 20 случайных праймеров, из которых в дальнейшем выбрали 6, отражающих высокий уровень генетического полиморфизма. Применение этих праймеров позволило получить 1498 фрагментов ДНК, из которых 618 оказались полиморфными. Основная зона разделения ПЦР-продуктов лежала в пределах 200–1500 п. н. Использованные праймеры позволили также обнаружить маркерные специфичные фрагменты ДНК, присутствующие только в спектрах одного конкретного вида. Например, у карельской березы было обнаружено 3 специфических ПЦР-продукта, у березы пушистой – 2, а у березы далекарлийской и березы карликовой – по одному фрагменту. Средний уровень генетического полиморфизма при использовании 6 праймеров составил 41 %.

О генетических взаимоотношениях среди представителей рода *Betula* можно судить по дендрограммам их генетического сходства (рис. 93). Так, на дендрограмме, представленной на рис. 93, А, отражены генетические взаимоотношения всех изученных видов березы, произрастающих вблизи г. Петрозаводска. На основании полученных данных они сгруппированы в четыре основных кластера. При этом в отдельный кластер, показавший наибольшее сходство по генетической структуре, выделились деревья карельской березы, несмотря на их различия по форме роста и типу поверхности ствола.

Второй кластер объединил далекарлийскую березу и березу повислую, отразив тем самым их значительное сходство (по генетической структуре). Этот факт заставляет сомневаться в целесообразности выделения далекарлийской березы в самостоятельный вид. По-видимому, более правильно считать ее формой или разновидностью березы повислой. Более того, ее отличительный признак – рассеченная форма листовой пластинки – при семенном размножении не наследуется.

Третий кластер отразил большое сходство по генетической структуре березы Эрмана и березы карликовой. Очень близко к ним примыкает береза пушистая. В этом кластере присутствует и береза повислая. Эти виды относятся к разным подсекциям, вместе с тем, согласно полученным данным, нельзя исключать существование у них одного общего предка.

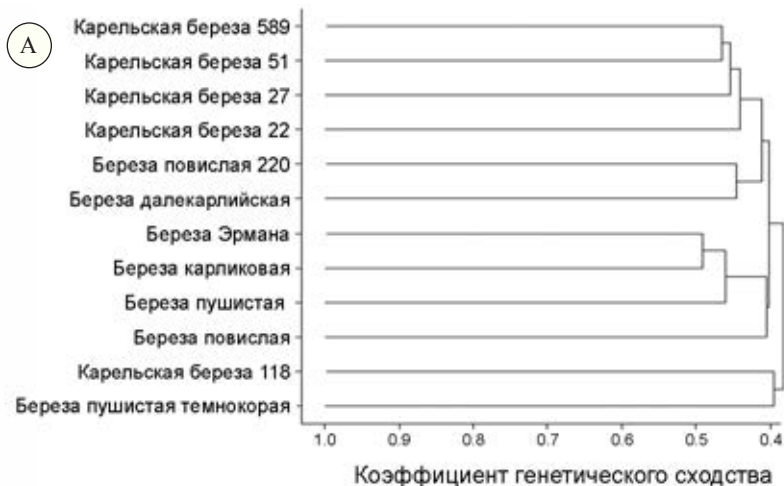


Рис. 93. Дендрограммы, отражающие степень межвидового генетического сходства у представителей рода *Betula*, произрастающих вблизи г. Петрозаводска (Республика Карелия, Россия) (А) и в Ботаническом саду университета г. Хельсинки (Финляндия) (Б), на основании полиморфных RAPD-спектров

Следует отметить, что в общем (четвертом) кластере оказались карельская береза и береза пушистая, что говорит об их генетическом родстве.

Установленные с помощью RAPD-анализа генетические взаимоотношения между представителями рода *Betula* поддерживают гипотезу о том, что карельская береза имеет генетическое родство с березой пушистой, а далекарлийская береза, скорее всего, является не самостоятельным видом, а разновидностью березы повислой (Ветчинникова, 2005). Вместе с тем у всех изученных видов, несмотря на их принадлежность к различным секциям рода *Betula*, имеется значительное родство, что свидетельствует о возможности их происхождения от одного предшественника.

На другой дендрограмме (рис. 93, Б), отражающей генетические взаимоотношения между представителями рода *Betula*, произрастающими в Ботаническом саду университета г. Хельсинки (Финляндия), выявляются пять больших кластеров. Наиболее близкими в генетическом отношении оказались береза разнолистная, береза даурская и береза кустарниковая. Обособленный кластер составляет береза пушистая, а береза Черепанова входит в один кластер с карельской березой. Это говорит о высокой степени полиморфизма всего рода *Betula* и особенно березы пушистой, которая в отличие от березы повислой является тетраплоидом.

При оценке внутривидового генетического разнообразия березы повислой (рис. 94) установлено наличие двух кластеров, в одном из которых объединились все деревья карельской березы, а в другом – далекарлийская береза и береза повислая.

Таким образом, с помощью RAPD-анализа изучено внутри- и межвидовое разнообразие представителей рода *Betula*, произрастающих в Восточной Фенноскандии. На основании проведенных исследований определены праймеры, которые могут маркировать геном березы и позволяют оценивать у нее уровень внутри- и межвидового полиморфизма. Среди 20 опробованных праймеров по шести выявлены полиморфные локусы. Показано, что RAPD-спектры, полученные при использовании разных праймеров, различались как по количеству фрагментов ДНК, так и по их вариабельности. Кроме того, изучение по RAPD-маркерам генетического

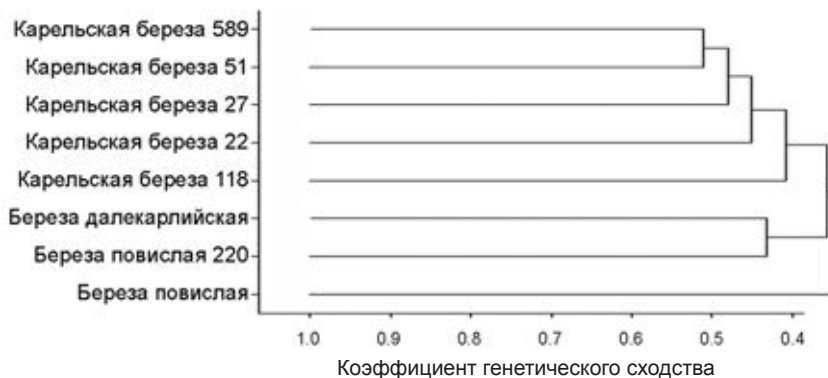


Рис. 94. Дендрограмма, отражающая степень внутривидового генетического сходства у представителей рода *Betula*, произрастающих вблизи г. Петрозаводска (Республика Карелия, Россия), на основании полиморфных RAPD-спектров

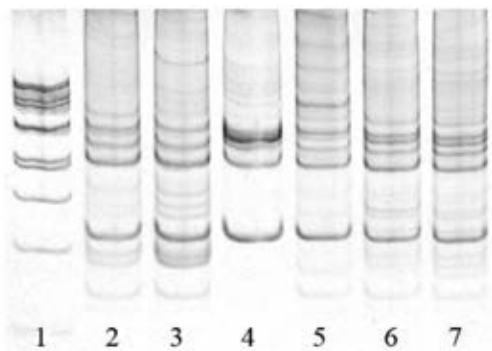
сходства берез позволило получить дополнительные доказательства весьма тесных связей между аборигенными видами – березой повислой, березой пушистой, березой карликовой и интродуцированным видом березой Эрмана, относящимися к разным секциям рода Береза, и выдвинуть предположение об общности происхождения этих видов. Вместе с тем молекулярно-генетический анализ свидетельствует о том, что далекарлийская береза генетически близка к березе повислой, но значительно удалена от березы карликовой и березы Эрмана. На основании молекулярного маркирования генома карельской березы установлено ее генетическое родство не только с березой повислой, но и с березой пушистой, что согласуется с эколого-генетической гипотезой ее происхождения, высказанной ранее (Ветчинникова, 2005).

4.2.2. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы с помощью RAPD- и микросателлитных маркеров

Для изучения генофондов разных видов и популяций, а также их генетического разнообразия в настоящее время широко используют различные типы ДНК-маркеров. Уровень полиморфизма популяции карельской березы нами оценивался по RAPD-маркерам, а в даль-

Рис. 95. RAPD-спектры по праймеру 5'-gcacgtgag-3':

1 – маркер молекулярного веса (100–1000 п. н.); 2–7 – отдельные деревья карельской березы



нейшем и с помощью микросателлитных маркеров. Ранее RAPD-анализ использовался для оценки генетического разнообразия популяций других видов березы, например, березы ольховидной (*Betula alnoides* Buch.-Ham. Ex D. Don) (Zeng et al., 2003a).

В нашем случае материалом для исследования служили 30 деревьев карельской березы, произрастающих на экспериментальных участках Института леса Карельского научного центра РАН. RAPD-анализ проводили с использованием 6 случайных праймеров: 5'-gtctatgcga-3', 5'-aggtctgacg-3', 5'-gtagctgacg-3', 5'-cgagccgatc-3', 5'-gcacgtgag-3', 5'-agatcgtgac-3'.

Результаты исследований показали, что каждый из праймеров генерировал образование от 10 до 18 ПЦР-фрагментов для каждого из образцов, размером от 150 до 1300 п. н. (рис. 95). Среднее количество фрагментов – 14,3. В зависимости от праймера доля полиморфных локусов варьировала от 0,22 до 0,67, или в среднем 0,5.

Ожидаемая гетерозиготность (H_e), рассчитанная на основании частот амплифицированных фрагментов, полученных при использовании шести случайных праймеров, варьировала от 0,53 до 0,16, среднее значение H_e оказалось равным 0,4. Отметим, что полученное нами значение средней гетерозиготности превышает показатель, рассчитанный на основе данных изоферментного анализа карельской березы и других видов березы ($H_e = 0,2$) (Баранов, 2003; Zeng et al., 2003b), и ниже или на уровне этого же показателя, рассчитанного по микросателлитным последовательностям ($H_e = 0,4–0,9$) (Ogyu et al., 2003; Guo et al., 2008). К сожалению, исследования, посвящен-

ные оценке генетического разнообразия популяций представителей рода *Betula* с помощью RAPD-маркеров, крайне малочисленны и не позволяют сопоставить их с нашими данными.

Поэтому мы привлекли другие методы исследования и, в частности, для оценки уровня генетической изменчивости популяций карельской березы дополнительно использовали межмикросателлитные маркеры (ISSR – Inter-Simple Sequence Repeat), которые представлены большим числом микросателлитных локусов, рассеянных по всему геному. Этот тип маркеров ранее был успешно применен при исследованиях меж- и внутривидового полиморфизма травянистых растений на примере хмеля (Данилова и др., 2003).

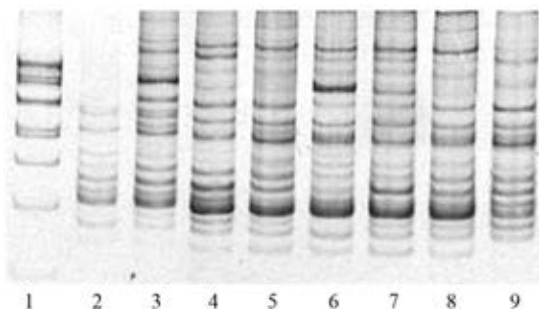
Для проведения молекулярно-генетического анализа популяций карельской березы нами использованы три праймера на основе динуклеотидных повторов $(AG)_9C$, $(AC)_9T$, $(AG)_8TC$ (Топчиева и др., 2010). Объектами исследования служили двухлетние сеянцы карельской березы, полученные из семян от контролируемого опыления. Для гибридизации использовали деревья, представляющие три наиболее крупные популяции карельской березы, находящиеся на территории Республики Карелия: две популяции из южной части Прионежья (Каккорово-1, Каккорово-2) и одна из северной (Заонежье). В каждой популяции анализировали 30 случайно отобранных растений.

Результаты исследования показали, что с помощью выбранных праймеров были получены фрагменты ДНК с молекулярной массой от 200 до 1300 н. п. Среднее количество амплифицированных фрагментов ДНК составило 11,1; 13,8 и 9,6 для праймеров $(AG)_9C$, $(AG)_8TC$, $(AC)_9T$, соответственно. Количество и доля полиморфных локусов варьировала в зависимости от праймера. Наименьшее их значение получено для маркера $(AG)_8TC$ (доля полиморфных локусов 0,81), а наибольшее – для маркера $(AG)_9C$ (0,92) (рис. 96). Среднее значение ожидаемой гетерозиготности (H_e) по трем ISSR-маркерам для популяции Каккорово-1 составило 0,54, для популяции Каккорово-2 – 0,53, для популяции Заонежье – 0,57.

Наименьшее значение ожидаемой гетерозиготности (H_e) получено по праймеру $(AG)_8TC$ ($H_e = 0,5$), для локусов $(AG)_9C$ и $(AC)_9T$ эти значения были близки (0,57 и 0,56, соответственно). Сопостав-

Рис. 96. ISSR-спектры ДНК карельской березы, полученные при использовании праймера (AG)₉C:

1 – маркер с молекулярной массой (100–1000 н. п.),
2–9 – отдельные деревья карельской березы



для полученные нами значения ожидаемой гетерозиготности исследуемых популяций карельской березы с данными литературы по микросателлитному анализу других видов рода *Betula*, можно отметить высокий уровень их генетической изменчивости. Например, среднее значение ожидаемой гетерозиготности популяций березы Максимовича (*Betula maximowicziana* Regel), произрастающих в центральных районах Японии, оцененное с помощью микросателлитного анализа, оказалось равным 0,397 (Ogyu et al., 2003). Для популяций березы ольховидной, произрастающей в Китае, этот показатель варьировал от 0,51 до 0,89 в зависимости от исследуемого локуса (Guo et al., 2008). Из изученных нами трех популяций карельской березы значения средней гетерозиготности оказались выше в северной популяции из Заонежья ($H_e = 0,57$) и меньше в популяциях из южной части Прионежья ($H_e = 0,535$).

Оценка генетической дифференциации популяций проведена на основании коэффициента G_{st} (Nei, 1975), который равнялся 0,097. Таким образом, 10 % приходится на межпопуляционную изменчивость, что свидетельствует о значительной генетической дифференциации этих популяций.

По результатам ISSR-ПЦР анализа построена дендрограмма генетического сходства между тремя популяциями карельской березы (рис. 97). Из нее видно, что две популяции карельской березы из южной части Прионежья генетически очень близки между собой, тогда как северная популяция из Заонежья в этом отношении сильно отличается от них.

Таким образом, учитывая полученные значения ожидаемой гетерозиготности, коэффициента G_{st} и данные дендрограммы, можно

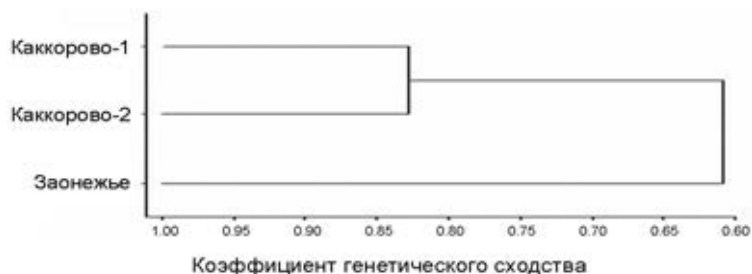


Рис. 97. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства трех популяций карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия (Россия), на основании ISSR-ПЦР анализа

отметить, что изученные популяции карельской березы характеризуются высоким уровнем генетического полиморфизма. Для получения более полной картины состояния генофонда карельской березы в Республике Карелия в дальнейшем были применены микросателлитные маркеры (Ветчинникова и др., 2012б).

Микросателлитный анализ проводили по четырем локусам: L2.3, L5.4, L7.3, L7.4 (Kulju et al., 2004). Для амплификации ДНК использовали четыре праймера (табл. 15). Для определения уровня генетического разнообразия популяций определяли количество аллелей (A), приходящееся на один локус, и вычисляли наблюдаемую (H_o) и ожидаемую гетерозиготность (H_e). Кластерный анализ проводили с помощью пакета программ PopGen 1.32.

Таблица 15. Характеристика праймеров и их последовательность

Локус	Номер доступа в базе NCBI	Последовательность праймеров 5'– 3'	
		прямой	обратный
L2.3	AF310847	Cy5cagtgtttggacggtgagaa	cgggtgaagtagacggaact
L5.4	AF310862	Cy5aagggcacctgcagattaaga	aaaattgcaacaaaacgttgc
L7.3	AF310864	Cy5ggggatccagtaagcgggtat	cacacgagagatagagtaacggaa
L7.4	AF310855	Cy5tgaacgaacggaagagttg	atagccagacttttcatccg

В результате исследования с применением микросателлитных маркеров была изучена генетическая структура трех наиболее крупных популяций карельской березы, расположенных в север-

ной части ее ареала на территории Карелии. Полученные данные показали, что число аллелей для четырех изученных локусов в данной выборке варьировало от 6 до 10 и составило в среднем 7,8 на локус (табл. 16).

Таблица 16. Количество аллелей и величина наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для четырех локусов в трех популяциях карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия

Локус	Количество аллелей (A)	Гетерозиготность	
		наблюдаемая (H_o)	ожидаемая (H_e)
L2.3	10	0,58	0,78
L5.4	6	0,21	0,76
L7.3	8	0,59	0,81
L7.4	7	0,68	0,76
Среднее	7,8	0,52	0,78

С помощью микросателлитного анализа ДНК обнаружено, что минимальные величины наблюдаемой (H_o) и ожидаемой гетерозиготности (H_e) были характерны для локуса L5.4, и они равнялись соответственно 0,21 и 0,76. Для других исследованных локусов величина H_o варьировала от 0,58 до 0,68, а величина H_e – от 0,76 до 0,81 (табл. 16). Относительно высокие значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, очевидно, связаны в данном случае с анализом наиболее варибельной части генома, представленной микросателлитными локусами (Никитина, Назаренко, 2004). Во всех исследуемых популяциях значения H_e превосходили величину H_o , что говорит о преимущественном накоплении гомозигот (табл. 16). Обнаруженное снижение доли гетерозигот, в свою очередь, может свидетельствовать о пониженной выживаемости растений в изученных популяциях в целом и уменьшении генетического разнообразия в каждой из них.

Оценка выживаемости растений по ряду физиологических параметров показала, что при скрещивании деревьев карельской березы между собой всхожесть семян составляет в среднем около 49 % (максимальная – 68 %, минимальная – 4 %), что несколько ниже, чем при свободном опылении (56 %). При контролируемом опылении карельской березы пыльцой березы повислой всхожесть семян

варьировала от 25 до 75 %. Однако при свободном опылении вероятность появления в потомстве карельской березы особей с узорчатой древесиной невелика и составляет обычно только 2–3 % (в отдельных случаях до 25 %) (Ермаков, 1986; Ветчинникова, 2005). Также отрицательно сказывается на процессах опыления и оплодотворения низкое качество пыльцы (низкая жизнеспособность пыльцы и небольшая длина пыльцевой трубки), выявленное нами ранее (Николаевская и др., 2008) (см. раздел 5.11).

Сравнительный анализ генетического разнообразия внутри каждой из популяций позволил установить наибольшие и наименьшие значения по изученным показателям (A , H_o , H_e) у деревьев, представляющих популяции карельской березы из южной части Прионежья (соответственно Каккорово-1 и Каккорово-2) (табл. 17). Популяция из северной части Прионежья (Заонежье) характеризовалась средними по сравнению с ними значениями указанных величин.

Таблица 17. Показатели генетического разнообразия в трех популяциях карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия

Популяция	Количество аллелей (A)	H_o	H_e
Заонежье	7	0,53	0,67
Каккорово-1	7	0,56	0,70
Каккорово-2	6,5	0,46	0,67

Кластерный анализ показал, что растения, представляющие популяции Заонежье и Каккорово-2, попадают в один кластер, что говорит об их несколько более тесном генетическом родстве (рис. 98). Другая группа растений, представляющая популяцию Каккорово-1, образовала отдельное плечо, хотя выявленные при этом различия и не являются значительными. Не исключено, что сходство в генетической структуре географически более удаленных популяций (Заонежье и Каккорово-2) может быть обусловлено тем, что одна из них (Каккорово-2) представляет собой искусственно созданное насаждение, в котором часть деревьев имеет «заонежское» происхождение.

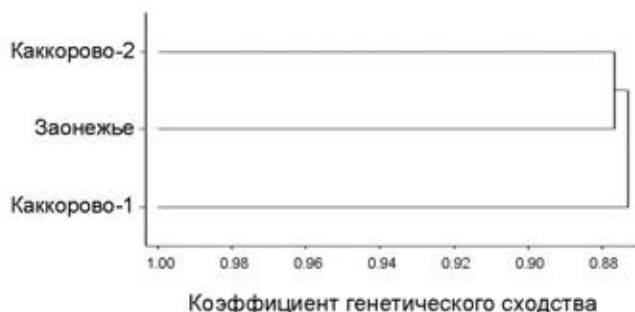


Рис. 98. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства трех популяций карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия (Россия), с помощью микросателлитных маркеров

Оценка генетической дифференциации популяций карельской березы, расположенных на территории Республики Карелия, проведена на основании значений показателя F-статистики Райта (F_{st}) (табл. 18), средняя величина которого оказалась равной 0,145. Полученные данные свидетельствуют о значительной дифференциации изученных популяций.

Таблица 18. Значения F-статистики Райта для трех популяций карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}
L2.3	0,1510	0,2564	0,1242
L5.4	0,6659	0,7241	0,1743
L7.3	0,1434	0,2645	0,1414
L7.4	-0,0446	0,1028	0,1411
Среднее	0,2223	0,3351	0,1450

Примечание. F_{is} – коэффициент инбридинга особи относительно целой популяции; F_{it} – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции; F_{st} – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно всей популяции.

Таким образом, нами впервые исследована генетическая структура трех наиболее крупных популяций карельской березы, находящихся на территории Республики Карелия. На основании величин ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности установлено, что в изученных популяциях происходит преимущественный отбор гомо-

зигот на фоне снижения доли гетерозигот. Вместе с тем обнаружена значительная межпопуляционная дифференциация ($F_{st} = 0,145$), которая, по всей вероятности, обусловлена главным образом изолированностью популяций и усилением процесса инбридинга. Установленное нами уменьшение доли гетерозигот указывает на снижение уровня выживаемости растений в изученных популяциях и о дальнейшей их деградации. Выявленные популяционно-генетические особенности позволяют заключить, что в наблюдающемся сокращении численности особей в популяциях карельской березы, находящихся в Республике Карелия, и деградации ее генофонда, наряду с другими причинами, участвуют генетические факторы.

4.3. Динамика численности карельской березы и причины ее снижения в природных и искусственно созданных насаждениях в Республике Карелия

Результаты обследования природных популяций карельской березы и анализ их состояния на территории Республики Карелия, где находится основная часть ее генофонда в России, показали, что за последние 50 лет ресурсы карельской березы значительно сократились. Причинами этого могли стать как природно-климатические, так и антропогенные факторы. Учитывая, что инвентаризация насаждений карельской березы проводится здесь периодически, начиная с 30-х годов прошлого века, то основываясь на ее результатах, можно определить наиболее вероятные причины этих изменений.

По данным Н. О. Соколова к 1959 г. на территории Карелии произрастало около 4 тыс. деревьев карельской березы (табл. 19) (Соколов, 1959). Наибольшее их количество было зарегистрировано в Заонежском лесхозе (около 1700), Прионежском (около 1000) и Петровском (более 500 шт.). Спустя 10 лет, согласно данным инвентаризации, проведенной в 1968–1970 гг., площадь природных популяций карельской березы сократилась в 2 раза, но общее число деревьев увеличилось и достигло почти 5000 (Соколов, 1970; Смирнов, 1973б). При этом площадь отдельных участков варьировала от 0,07 до 23,5 га с количеством деревьев от 2 до 1167, средний возраст которых колебался от 20 до 70 лет.

Таблица 19. Характеристика природных популяций карельской березы, находящихся на территории Карелии к 1959 г. (по: Соколов, 1959)

Место нахождения (лесхоз)	Площадь, га	Кол-во деревьев, шт.	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см
Заонежский	50	~ 600	—	—	—
	13	>1100	20–40	—	~ 10
Ведлозерский	5	250	—	~ 40	12–22
	2	60	10–15	—	6–80
Кондопожский	—	Единичные	—	—	8–10
Олонецкий	—	Единичные	60	—	26
Петровский	> 100	63	—	—	8–22
	7,5	> 500	25–50	До 18	6–60
Петрозаводский	—	Единичные	—	—	—
Прионежский	3	~ 150	40–50	10–15	8–45
	22	~ 800	—	5–7	6–35
Пряжинский	13	269	—	—	—
	2,5	85	30–50	8–10	До 20
Пудожский	—	Единичные	—	—	До 25
Всего	218	~ 3877	10–60	5–40	6–80

Необходимо отметить особую трудоемкость работ по инвентаризации карельской березы. Это связано с тем, что внешние признаки проявления узорчатой текстуры в древесине у карельской березы становятся визуально заметными, как правило, в среднем только к 8–10-му году развития растений (Heikinheimo, 1951; Saarnio, 1976; Pätälä, 1980; Ермаков, 1986; Ryynänen, Ryynänen, 1986; Евдокимов, 1989; Hodnebrog, 1996a, b; Шапкин и др., 1996; Ветчинникова, 2005 и др.). Причем у одних деревьев они могут внешне проявляться уже в возрасте 3–5 лет (Соколов, 1970; Ryynänen, 1988; Ермаков, 1990; Ветчинникова, 2005), а у других – только в 20–25 (Соколов, 1970; Сакс, Бандер, 1970, 1971(1972) и даже в 40 лет (Scholz, 1960). Основным показателем, косвенно свидетельствующим об образовании узорчатой текстуры в древесине карельской березы, является наличие утолщений или выпуклостей, по которым визуально выделяются шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и/или ребристый типы поверхности ствола (Saarnio, 1976; Ветчинникова, 2005) (см. гл. 1, рис. 9). Но по мере развития растений (спустя 30–40 лет) иногда наблюдается обратный процесс «сглаживания» или «заплывания» ранее выпуклой поверхности ствола вследствие увеличения толщины

коры. Указанные особенности значительно затрудняют достоверное выявление карельской березы как в раннем возрасте, так и в более зрелом. Поэтому для квалифицированного выполнения работ по ее инвентаризации требуются не только определенные знания, но и специальные навыки и опыт работы с этой уникальной породой.

В 70-е годы был разработан способ диагностики карельской березы, который позволяет напрямую определять наличие в стволе узорчатой древесины и степень насыщенности ее рисунка (Ермаков, 1971, 1979). Он предусматривает вырез участка коры на стволе (в местах утолщений) в виде небольшого прямоугольника (например, размером 2×4 см). Если под снятой корой на стволе видна ровная гладкая поверхность древесины, то это означает обычный прямоволокнистый тип текстуры. Когда же на ней открываются рельефные углубления в виде вытянутых вдоль ствола ямок, это свидетельствует об ее узорчатости (см. гл. 1, рис. 2, А). Чем больше таких углублений на участке древесины под снятой корой, тем, как правило, выше насыщенность ее рисунка. Пользоваться этим способом диагностики узорчатой текстуры древесины и определять плотность ее рисунка целесообразнее в период активного транспорта ассимилятов (в условиях Карелии – это июнь, июль), когда кора отделяется от древесины без особых усилий.

В дальнейшем данный способ был несколько усовершенствован: кору снимали не полностью, а только отгибали ее, делая надрезы в коре с трех сторон. А. П. Евдокимов (1978) для диагностики узорчатой текстуры предлагал производить Г-образный надрез в коре. Однако этот способ трудно применять, когда ствол покрывается толстой коркой.

На основании многолетних наблюдений (Соколов, 1950; Saarnio, 1976; Ермаков, 1979) установлена определенная зависимость между толщиной коры и степенью насыщенности рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в 3–4 раза толще по сравнению с обычной. В местах образования узорчатой древесины на стволе кора не только толстая, но и часто грубая, трещиноватая, а на внутренней поверхности обязательно имеет килевидные выросты. Поэтому толщина коры также может служить косвенным признаком карельской березы.

Следующая инвентаризация карельской березы в Карелии была проведена в 1976 г. специалистами Петрозаводской семеноводческой станции, в результате были взяты на учет участки естественного происхождения (табл. 20) и лесные культуры, искусственно созданные в период до 1970 г. на территории Заонежского, Спасогубского, Петрозаводского лесхозов и Прионежского леспромхоза.

Таблица 20. Ресурсы карельской березы естественного происхождения на территории Республики Карелия к 1976 г. (по данным Петрозаводской лесосеменной станции)

Лесхоз	Лесничество	Площадь, га	Кол-во деревьев, шт.	Возраст, лет
Заонежский	Северное	9,4	471	–
	Толвуйское	5,7	2168	–
	Кижское	2	217	–
Прионежский	Шелтозерское	21	118	50
	Рыборецкое	26	608	35
Спасогубский	Спасогубское	8,3	375	32–35
Всего		72,4	3957	–

Результаты этого обследования подтвердили дальнейшее сокращение площадей, занятых природными популяциями карельской березы, численность деревьев при этом также немного уменьшилась (около 4 тыс.). В частности, в Заонежском лесхозе на площади 17,1 га зарегистрировано 2856 стволов карельской березы, или 72 % от общего количества, имеющегося на территории Республики Карелия (рис. 99, А). В Прионежском и Спасогубском лесхозах было отмечено 726 и 375 деревьев. Заметим, что санитарные рубки деревьев карельской березы в заказниках на тот период без специального разрешения не проводились. Уходы за лесными культурами велись в плановом порядке, но эффективность их была незначительной, одна из причин этого – отсутствие специальных рекомендаций.

Следует сказать, что распределение деревьев карельской березы на занимаемой ими площади в различных районах республики было очень неравномерным. Более 70 % от общей численности деревьев располагалось на территории Заонежского лесхоза (рис. 99, А), которая составляла менее 25 % от общей площади естественных насаждений карельской березы (рис. 99, Б). Наибольшие площади

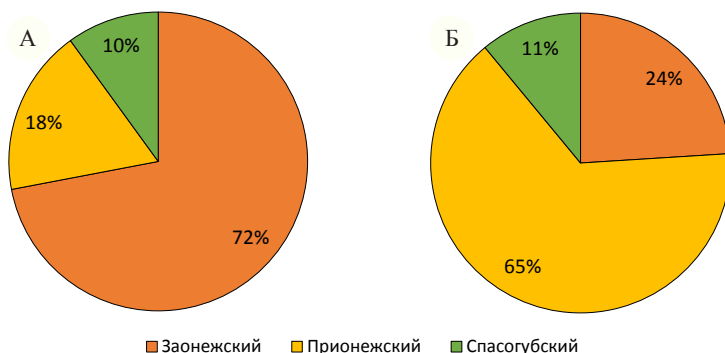


Рис. 99. Соотношение количества деревьев (в %) карельской березы (А) в природных популяциях и занимаемых ими площадей (в %) (Б) в разных лесхозах Республики Карелия по данным инвентаризации 1976 г.

(65 %) в 1976 г. зарегистрированы в Прионежском лесхозе, хотя численность деревьев здесь была в 4 раза ниже, чем в Заонежском лесхозе (рис. 99, А). На основании проведенной инвентаризации участки с наибольшим количеством деревьев карельской березы в 1984 г. получили статус ботанического заказника.

В 1976 г. было также осуществлено обследование лесных культур карельской березы, заложенных до 1970 г. (табл. 21). В результате были выявлены участки, на которых карельская береза в силу разных причин исчезла; 112 га культур (из 203 га), созданных семенами от свободного опыления в Заонежском лесхозе, были рекомендованы к списанию (табл. 21).

Таблица 21. Состояние искусственных насаждений карельской березы, созданных на территории Республики Карелия до 1970 г. (по данным инвентаризации 1976 г.)

Лесхоз	Общая площадь, га	Площадь насаждений, рекомендованных для списания, га	
		лесные культуры	лесосеменные плантации
Заонежский	203,3	112,3	32,6
Прионежский	5,7	—	—
Спасогубский	27,9	—	—
Петрозаводский	4,8	—	—
Всего	241,7	112,3	32,6

Поскольку к 70-м годам основные ресурсы карельской березы оказались сосредоточенными на территории Заонежского лесхоза, то в дальнейшем при инвентаризации основное внимание уделяли насаждениям, расположенным именно в этом районе. Так, в 1985–1986 гг. сотрудниками кафедры лесных культур Ленинградской лесотехнической академии здесь проведено изучение четырех насаждений естественного происхождения и 21 – искусственно созданных лесных культур, суммарной площадью 1687,2 га (31 % от общей площади всех культур в Карелии). В природных популяциях выявлено около 6 тыс. экземпляров, и 119 деревьев отобрано в качестве кандидатов в плюсовые (Евдокимов, 1989).

С течением времени в Республике Карелия изменилась схема административно-территориального деления, произошли изменения в границах и нумерации кварталов и выделов, исчезли некоторые населенные пункты, к которым была сделана привязка местонахождения популяций или отдельных деревьев карельской березы. Эти и ряд других обстоятельств обусловили необходимость проведения очередной инвентаризации карельской березы, которая по заданию Комитета лесного хозяйства Республики Карелия была осуществлена сотрудниками московского института «Союзгипролесхоз» и Карельского селекционно-семеноводческого центра на территории Заонежского лесхоза в 1990–1992 гг.

Общая площадь насаждений карельской березы, обследованная в 1990–1992 гг., составила 1769,8 га, это 82,6 га естественного происхождения и 1687,2 га лесных культур. В природных условиях карельская береза обнаружена на 6 участках (площадь 30,1 га) из 9 (площадь 82,6 га) учтенных ранее. Общее количество деревьев составило 2838, из которых 1836 отмечено в заказнике «Анисимовщина» (табл. 22). Результаты обследования показали, что по возрастной структуре все деревья естественного происхождения являются спелыми или перестойными. По мнению экспертов, средний возраст деревьев в заказнике «Анисимовщина» – около 50 лет, высота – 8 м, диаметр ствола – 12 см. Значительно более крупные деревья (высота – от 18 до 20 м, диаметр – от 20 до 32 см) и старшие по возрасту (от 75 до 80 лет) были зафиксированы в популяции карельской березы, расположенной в Кижском шхерном районе.

В Заонежье карельская береза встречалась в составе лиственных и хвойных насаждений небольшими группами или одиночно (урочище «Железные ворота», «Падмозеро», вблизи д. Оятевщина), отдельными группами деревьев, равномерно расположенными по площади («Шуньгская Губа», на полуострове Кушнаволоок), почти сплошным насаждением карельской березы с равномерным размещением групп или единичных деревьев (заказник «Анисимовщина»). Доля участия карельской березы варьировала от минимальных значений (менее 1 % на участке вблизи д. Оятевщина, ~2 дерева на 1 га) до максимальных (80 % в ботаническом заказнике «Анисимовщина», ~416 деревьев на 1 га, и 60 % – в «Шуньгской Губе», ~84 деревьев на 1 га). Часть естественных насаждений, площадью 12,9 га (43 % от обследованной), из-за плохого состояния деревьев (доля усыхающих, пораженных стволовой гнилью или сломанных деревьев составила от 30 до 80 %) отнесена к категории неудовлетворительных (Щурова, 1992).

Таблица 22. Состояние естественных насаждений карельской березы на территории Заонежья по данным инвентаризации 1990–1991 гг. (по данным отчета Союзгипролесхоза, 1992)

Насаждение, местонахождение	Кол-во деревьев	Площадь, га	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см
«Анисимовщина»	1836	4,4	50	8	12
«Железные ворота»	24	0,8	70	15	22
«Падмозеро»	147	5,3	70	10	20
«Шуньгская губа»	574	6,8	60	12	20
Кижы, вблизи д. Оятевщина	14	8,8	80	21	31
Кижы, п-ов Кушнаволоок	243	4,0	70	19	22
Всего	2838	30,1	50–80	8–21	12–31

Как уже отмечалось, первые лесные культуры карельской березы в Карелии были созданы в 1934 г. на территории Петрозаводского и в 1939 г. – Заонежского лесхозов. С 1949 г. здесь начато планомерное их создание путем посева семян на вырубках, хотя ежегодные объемы лесных культур до 1971 г. были незначительными (около 22,6 га). Первые опыты с посевом семян показали, что узорчатая древесина наследуется в потомстве, но приживаемость сеянцев была невысокой. Один из недостатков посева семенами заключается в том, что

начиная с 3–4-летнего возраста, когда происходит смыкание крон в местах посева, у растений усиливается прирост в высоту. Однако поскольку особи карельской березы обычно отстают в росте, то они постепенно отмирают. Вторым существенным недостатком посева – это большой расход ценных семян (Евдокимов, 1989). Отказ от создания культур с помощью посева семян был вызван также нестабильными урожаями и резким падением качества семян в неурожайные годы. Еще одним недостатком является то, что при использовании семян от свободного опыления происходит расщепление признаков в потомстве, в результате которого, как правило, не более 25 % деревьев имеют узорчатую текстуру в древесине. Поэтому в дальнейшем при выращивании карельской березы основные работы были направлены на получение посадочного материала, который с 1972 г. начали выращивать в условиях защищенного грунта (Смирнов, 1973а).

Наиболее активные работы по созданию лесных культур карельской березы в Карелии приходятся на период с 1972 по 1986 г. (см. гл. 3, табл. 6). Основные работы при этом проводились преимущественно в южной части Карелии на базе Заонежского, Петрозаводского, Ладвинского и Спасогубского лесхозов. К 1986 г. общая площадь лесных культур в Республике Карелия составила более 5 тыс. га. Однако сохранность их все равно оказалась довольно низкой. Важную роль в восстановлении ресурсов карельской березы сыграли селекционно-генетические исследования, направленные на изучение генетических особенностей карельской березы и увеличение доли узорчатых форм в потомстве. Одним из направлений этих исследований явились работы по гибридизации берез с участием карельской березы. Проведение контролируемого опыления деревьев карельской березы с ярко выраженными признаками узорчатой текстуры древесины и использование гибридных семян для размножения позволили увеличить выход узорчатых особей в потомстве до 80–90 % (Sarvas, 1966; Любавская, 1978; Ермаков, 1979 и др.). Поэтому в последние десятилетия 20-го века для создания лесосеменных плантаций в Карелии использовались семена, полученные в результате контролируемого опыления.

При оценке культур карельской березы хорошим считалось такое их состояние, когда в составе насаждения имелось более 10 % де-

ревьев с визуально заметными косвенными признаками узорчатой древесины, удовлетворительным – при наличии в них от 2 до 10 % растений и неудовлетворительным – менее 1 % (Лаур, 1997).

Согласно результатам инвентаризации лесных культур, в Заонежском лесхозе к 1991 г. карельская береза сохранилась на 84 участках (площадь 1442,6 га) из 114 (1687,2 га) обследованных. Из них 162 га (11 %) находились в хорошем состоянии (рис. 100, А) с общим числом деревьев более 3,5 тыс., многие из которых, однако, имели низкие таксационные показатели (Лаур, 1997). На участках общей площадью 244,6 га деревья с признаками узорчатой древесины отсутствовали вообще. Основными причинами низкого качества культур явились несвоевременность или отсутствие уходов, а также недостаток знаний о биологических особенностях объекта.

Обследование, проведенное спустя еще 15 лет, в 2005 г., по заданию «Рослесхоза» сотрудниками московского института «Росгипролесхоз» и специалистами Карельского селекционно-семеноводческого центра с нашим участием, показало, что большинство участков лесных культур (73 %), отобранных в 1991 г. в качестве лучших по состоянию и наличию деревьев с косвенными признаками узорчатой древесины, находятся в неудовлетворительном состоянии (рис. 100, Б). Удовлетворительным состояние карельской березы признано на площади 126 га (22 %) из 560 га обследованных, а хорошим – только на 25 га (5 %) с общим числом деревьев около 7 тыс.

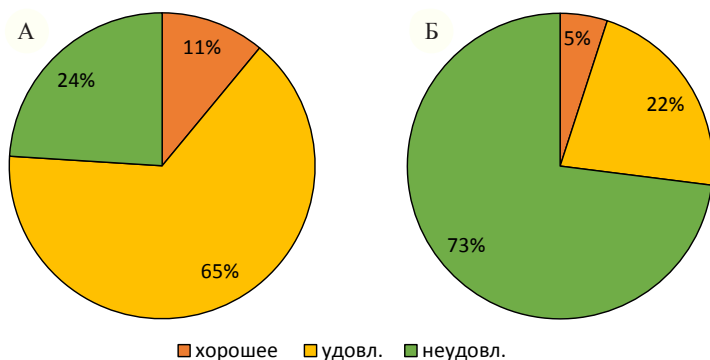


Рис. 100. Состояние лесных культур карельской березы (в %) в Республике Карелия на основании инвентаризации 1990–1991 гг. (А) и 2005 г. (Б)

Наряду с инвентаризационными обследованиями в Карелии в 1978 г. были начаты работы по отбору плюсовых деревьев карельской березы (Лаур, 1998, 2002). Первоначально они проводились сотрудниками московского института «Союзгипролесхоз», а в дальнейшем – специалистами карельских лесосеменных станций.

К 1981 г. было отобрано в качестве плюсовых 64 дерева (рис. 101), к 1983 г. – 99 (Лаур, Тренин, 1993). Из них в Заонежском лесхозе аттестовано 61, в Ладвинском – 19, Петрозаводском – 14, Спасогубском – 5 деревьев. Плюсовые деревья карельской березы отбирались как в естественных (43 %), так и в искусственно созданных насаждениях (57 %). В целом в республиканском реестре было зарегистрировано 167 плюсовых деревьев.

С 1983 г. плюсовые деревья карельской березы и их клоны, полученные к 1989 г. путем прививки, активно использовались для проведения контролируемого опыления с целью получения гибридных семян первого поколения.

В 90-е годы обозначилась тенденция к сокращению числа плюсовых деревьев, и к 2013 г. их сохранилось всего 68 (рис. 101). Кроме деревьев, в Карелии были отобраны 6,3 га плюсовых насаждений, из которых 4,2 га позднее были списаны как несоответствующие требованиям по санитарному состоянию, а насаждение площадью 2,1 га, представленное более чем 1000 деревьями, существенно пострадало в 90-е годы в результате незаконных рубок.

Таким образом, оценка состояния природных ресурсов карельской березы и динамика их изменений в Республике Карелия – на территории ее наибольшего распространения в России – выявили уменьшение как общей численности деревьев (рис. 102, А), так и занимаемой ими площади (рис. 102, Б). В частности, если в 50-е годы здесь произрастало около 4 тыс. деревьев карельской

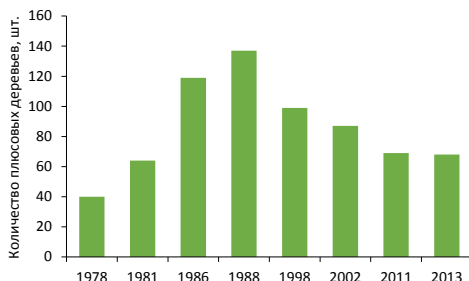


Рис. 101. Количество плюсовых деревьев в разные годы на территории Республики Карелия (по: Лаур, 1998; Щурова, 2011)

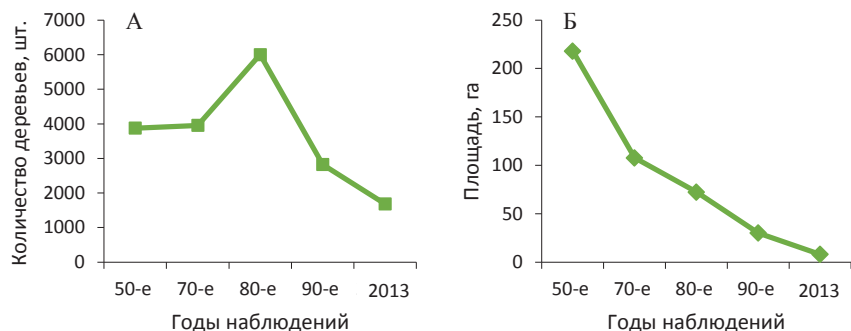


Рис. 102. Динамика общей численности деревьев карельской березы (А) и занимаемой ими площади (Б) в природных популяциях карельской березы, расположенных на территории Республики Карелия

березы, в 80-е годы их насчитывалось около 6 тыс. (в основном за счет проявления признаков у деревьев после проведения санитарных рубок в насаждениях), то к 2013 г. их количество снизилось более чем на две трети (табл. 23). В отдельных регионах она исчезла совсем или подверглась значительному сокращению (Ветчинникова, Кузнецова, 2008).

В целом наблюдения за популяциями карельской березы ведутся в Республике Карелия с определенной периодичностью на протяжении более 80 лет. Накопленные данные подтвердили важность сохранения относительно большой численности ее популяций. На примере заонежских популяций можно со значительной долей уверенности говорить о том, что при численности карельской березы до 1 тыс. растений (южная часть Заонежья, кижская популяция) популяция погибает примерно в течение 50 лет, в то время как популяция, включающая 2–3 тыс. деревьев (ботанический заказник «Анисимовщина»), сохраняется. Несмотря на действие факторов, препятствующих выживанию небольших популяций, регулярные уходы в насаждениях, проведенные в первые два десятилетия развития растений, позволили сохранить искусственно созданный заказник «Береза карельская у деревни Царевичи» (год создания 1934) и искусственные насаждения территории заповедника «Кивач» (годы создания – 1959 и 1972).

Таблица 23. Численность основных насаждений карельской березы, расположенных на территории Республики Карелия к началу 21-го века

Район	Количество деревьев, шт.		
	в природе	в культуре	
		старше 25 лет	моложе 10 лет
Кондопожский район			
Побережье оз. Мунозеро	30	~ 190	–
Заказник «Спасогубский»	4		~ 1600
Заповедник «Кивач»	Единичные	90	–
Медвежьегорский район			
Заказник «Анисимовщина»	1639	1370	
Заонежская лесосеменная плантация	–	3630	> 2000
Прионежский район			
Заказник «Береза карельская у деревни Царевичи»	–	14	–
Заказник «Каккоровский»	30	–	~ 1000
Всего	1703	5294	

Накопленные сведения об условиях произрастания карельской березы опровергают мнение о ее приуроченности к определенному типу почв. По мнению большинства специалистов, сравнительно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям позволяет ей успешно расти на каменистых сельгах, бедных песчаных почвах, бывшей пашне (Соколов, 1950; Любавская, 1978; Ермаков, 1986), поскольку почвенное питание у березы осуществляется, как правило, за счет микоризы. На плодородных почвах береза растет и развивается только в отсутствие конкуренции с другими сопутствующими ей древесными породами. Необходимо подчеркнуть, что при создании культур карельской березы определяющее значение принадлежит агротехническим (главным образом, скашивание высокостебельной травянистой растительности), а затем лесоводственным мероприятиям (прежде всего удаление семенного потомства сопутствующих древесных пород и их поросли).

Как уже было сказано (см. гл. 1), основными древовидными формами роста у карельской березы являются высокоствольная, короткоствольная, кустообразная (см. рис. 6). Установлено, что высокоствольные формы карельской березы (в случае семенного происхождения) до появления признаков узорчатости растут интенсивно и

не уступают в росте обычной березе. Но через 10–15 лет по мере формирования узорчатой древесины они снижают темпы прироста и переходят в подчиненный ярус, поскольку наблюдается смыкание крон растущих рядом безузорчатых форм. Деревья короткоствольной и кустообразной форм роста не выдерживают конкуренцию с другими быстрорастущими лиственными породами и, как правило, находятся в угнетенном состоянии или даже отмирают. К 20–30 годам развития в процессе естественного изреживания насаждений в них сохраняются особи только высокоствольной формы роста, на долю которых приходится не более 10 % от общего числа деревьев карельской березы в популяции. Избежать этого можно за счет создания оптимальных условий для каждого дерева (достаточное освещение и площадь корневого питания). При таком размещении растений сохранность потомства с узорчатой древесиной существенно возрастает.

Как оказалось, плотность узорчатого рисунка в древесине в значительной степени зависит от освещенности, при недостатке которой рисунок в древесине формируется односторонне, а не по всему диаметру ствола (см. гл. 1, рис. 15, А). Многолетние наблюдения за лесными культурами карельской березы, проведенные в Карелии (Ермаков, 1975а, 1986; Евдокимов, 1982) и Московской области (Любавская, Погиба, 1988; Романовский и др., 1987), также свидетельствуют о преимущественной гибели и элиминации из насаждений низкорослых древовидных форм, обладающих узорчатой текстурой в древесине. При своевременном удалении обычной безузорчатой березы в культурах карельской березы доля растений с узорчатой древесиной увеличивается в 3–4 раза (Sarvas, 1966). Следовательно, плотность насаждений влияет не только на форму роста карельской березы, но и на степень выраженности у нее узорчатой текстуры в древесине, а в некоторых случаях влечет и прекращение ее образования.

Анализ и оценка отечественного опыта создания лесных культур карельской березы на территории Республики Карелия показали, что уходы в них проводились крайне редко или не проводились вообще. В результате на стволах слабо проявляются характерные признаки карельской березы. И в Прионежье, и в Заонежье встречаются засохшие на корню от недостатка света и упавшие на землю деревья карельской березы, уже частично пораженные гнилью. Ускорению

этих процессов способствовала низкая конкурентоспособность карельской березы по сравнению с другими древесными породами. Отсюда следует вывод о том, что сохранность карельской березы в лесных культурах зависит главным образом от проведения систематических уходов, а не от способа создания культур. Подтверждения этого находим и у других авторов (Щурова, 2006, 2011).

На ранних этапах развития культуры карельской березы страдают от зарастания травянистой растительностью, в результате чего наблюдаются случаи повреждения коры у основания стволов мышевидными грызунами (преимущественно в зимний период) (рис. 103). Это связано с тем, что наличие богатой кормовой базы привлекает мышевидных грызунов. На примере хвойных пород показано, что наибольший ущерб молодым древесным растениям на северо-западе таежной зоны наносят полевки родов *Microtus* и *Clethrionomys* spp. (Волков и др., 1990). Изучение частоты и уровня повреждаемости саженцев карельской березы мышевидными грызунами, показало, что ущерб наблюдается не ежегодно, а лишь в



Рис. 103. Внешний вид нижней части ствола карельской березы после повреждений, нанесенных мышевидными грызунами (А) и спустя 20 лет (Б)

отдельные годы, что, по всей вероятности, коррелирует с биологическим циклом численности мышевидных грызунов. Повреждения, нанесенные мышевидными грызунами, обычно обнаруживаются в первые годы развития растений в нижней части стволов на высоте около 15–20 см от земли. Повреждения коры по всей окружности, как правило, приводят к гибели растений. Для предотвращения повреждения культур карельской березы, а также повышения их сохранности и продуктивности в первые годы после посадки необходимым условием является проведение мероприятий по подавлению развития травянистого покрова, например, с помощью гербицидов или его удалению путем скашивания. Эффективным способом является также покрытие околоствольных кругов полиэтиленовой пленкой черного цвета при посадке саженцев.

Зимой, когда доступность кормов уменьшается, древесно-кустарниковую растительность, включая березу, в качестве корма активно использует заяц-беляк (рис. 104, А). Высота, на которой повреждаются ветви зайцами, зависит от уровня снежного покрова. И хотя зайцы, по-видимому, наносят меньший ущерб по сравнению с



Рис. 104. Внешний вид повреждений (указаны стрелкой) ствола и ветвей карельской березы, нанесенных зайцами (А) и лосями (Б)

полевками, но из-за нанесенных ими повреждений у растения формируется короткоствольность, которая ухудшает качество древесины.

По мере роста и развития культур карельской березы на вырубках наблюдаются повреждения деревьев лосями, которые обычно обламывают вершину дерева, скусывают верхушечные и боковые побеги (Viherä-Aarnio, Neikillä, 2006) (рис. 104, Б).

Сокращение ресурсов карельской березы в Республике Карелия произошло и в результате широкомасштабных незаконных рубок. Так, в период 1994–2007 гг. на территории Карелии, согласно официальным данным, срублено более 1,5 тыс. деревьев карельской березы (рис. 105). В этот период были утрачены все плюсовые деревья на территории Петрозаводского лесопитомника «Вилга» и в ранее отобранном плюсовом насаждении (вблизи д. Шуньга), частично – на Петрозаводской лесосеменной плантации, архиве клонов. Особенно сильно при этом пострадали ботанические заказники, особенно «Каккоровский» и «Спасогубский», которые оказались на грани исчезновения (рис. 106).

Результаты инвентаризации карельской березы в дей-

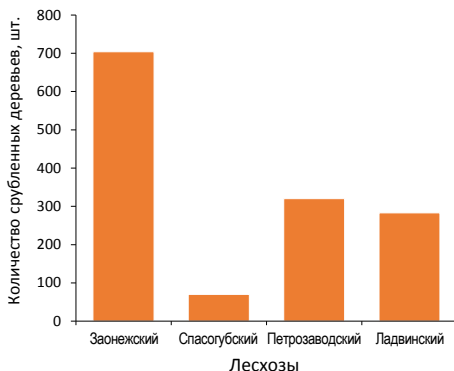


Рис. 105. Количество срубленных деревьев карельской березы в лесхозах Республики Карелия в период 1994–2007 гг. (по данным Госкомитета Республики Карелия по лесу, 2007)

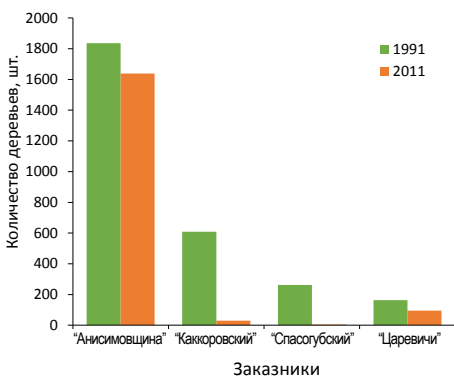


Рис. 106. Изменение численности деревьев карельской березы в ботанических заказниках Республики Карелия с 1991 по 2011 г.

ствующих ботанических заказниках, проведенной нами в последние годы, выявили резкое ухудшение их состояния, в том числе и в связи с возрастной структурой: большинство деревьев являются спелыми или перестойными (70 лет и более). Естественное возобновление карельской березы почти не происходит или только за счет образования поросли.

В 2004–2008 гг. специалистами Карельского селекционного центра было начато восстановление заказников (см. гл. 3). Благодаря этому процесс сокращения численности карельской березы удалось частично приостановить. Тем не менее по-прежнему сохраняется проблема качественного и своевременного выполнения уходов и лесозащитных мероприятий в ботанических заказниках карельской березы, а также на ранее созданных ее плантациях и лесных культурах.

Выявлены также случаи отрицательного воздействия агротехнических мероприятий на состояние естественных насаждений карельской березы. Так, например, в 1968 г. в Карелии при обработке сенокосных угодий ядохимикатами их воздействию подверглись прилегающие к ним леса, в результате значительно пострадала популяция карельской березы, расположенная в прибрежной зоне оз. Мунозеро (см. гл. 3).

Надо отметить, что до сих пор ресурсы карельской березы слабо используются в экономике республики. Промышленные рубки карельской березы в Карелии в силу ограниченности ее ресурсов не ведутся, хотя она относится к высокоценным и экономически перспективным породам, поскольку является быстрорастущей: возраст технической спелости ее древесины составляет всего 30–40 лет, а экономически оправданно проводить рубки в возрасте 40–50 лет (Raulo, Sirén, 1978; Martinsson, 1995), так как примерно с этого возраста у нее начинается засыхание ветвей или загнивание ствола. При этом следует иметь в виду, что образование рисунка у карельской березы происходит не за счет локального усиления роста в отдельных частях дерева, а в период интенсивного роста всего дерева (Heikinheimo, 1951; Ruden, 1954).

В насаждениях карельской березы необходимо проводить санитарные рубки, которые осуществляются индивидуально исходя

из состояния деревьев и их местоположения относительно других стоящих рядом деревьев. Причем рубка деревьев должна осуществляться сезонно. Так, если она проведена зимой или в начале весны, то с началом вегетационного периода формируются порослевые побеги, которые могут одревеснеть до наступления осенних заморозков. Порослевые побеги, появившиеся после рубки в летний период, не успевают одревеснеть и с наступлением зимы погибают. Улучшение качества древесины в культурах карельской березы достигается периодической обрезкой нижних ветвей на стволах лучших деревьев, начиная с 4–7 лет. Обрезку рекомендуется делать в июне после окончания сокодвижения и начала активного процесса каллусообразования.

В целом обследование искусственно созданных насаждений карельской березы показало, что уход за ними проводился крайне редко либо отсутствовал вообще. В результате у сохранившихся деревьев характерные признаки карельской березы на стволах проявляются слабо, снижена их семенная продуктивность, часто встречаются деревья, преждевременно усохшие на корню от недостатка света и/или упавшие на землю и уже наполовину сгнившие. Имели место незаконные рубки карельской березы, в результате которых не только существенно сократились ресурсы карельской березы, но и уменьшился ее общий генофонд.

Следовательно, создание лесных культур карельской березы, осуществленное в основном в 1970–1980 гг. по используемой на тот период технологии (из семян от свободного опыления, высокой нормой посева в питомниках и т. д.) на больших площадях без выполнения регулярных уходов, не достигло ожидаемых результатов. Поэтому, учитывая биологические особенности карельской березы, при выращивании посадочного материала целесообразно использовать вегетативный материал (культура тканей, прививки), а также семена от контролируемого опыления или от сбора на лесосеменных плантациях, где в результате санитарной рубки оставляли деревья, имеющие косвенные признаки наличия узорчатой древесины.

Отметим, что карельская береза, обладающая своеобразными биологическими особенностями, стала объектом повышенного внимания исследователей и работников лесного хозяйства только

начиная с первой половины 20-го века. Период почти в 100 лет оказался недостаточным для получения полных знаний относительно закономерностей ее развития, а также условий, необходимых для ее искусственного выращивания. Вместе с тем в результате многолетних исследований доказана эффективность искусственного воспроизводства карельской березы путем семенного и вегетативного размножения.

Нужно также сказать, что карельская береза в Республике Карелия оказалась среди наиболее уязвимых к антропогенным воздействиям природных объектов. Современные данные показывают, что успешность создания культур карельской березы определяется главным образом происхождением посадочного материала и регулярным проведением уходов. В качестве посадочного материала целесообразно использовать саженцы семенного происхождения, полученные в результате контролируемого опыления «узорчатых» особей между собой, или вегетативное размножение (клональное микроразмножение, прививки). Важной составляющей мероприятий по воспроизводству карельской березы должно стать в перспективе развитие плантационного выращивания этой ценной породы. Исходным материалом при этом могут служить селекционно-генетические объекты (плюсовые деревья, архив клонов, плантации, заказники и пр.), созданные в Республике Карелия преимущественно в 1970–1980 гг.

Глава 5

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ БИОТЕХНОЛОГИЙ ДЛЯ ЕЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА



5.1. Репродуктивный потенциал карельской березы: семенное и вегетативное размножение

Одним из наиболее важных моментов в онтогенезе растительного организма является переход от вегетативного развития к репродуктивному, от которого во многом зависит устойчивость видов во времени, их выживание, поддержание численности, сохранение и расширение ареалов (Юсуфов, 1972).

Известно, что наиболее прогрессивным способом воспроизводства живых организмов является половое размножение. У растений, наряду с этим, важным отличительным свойством является их способность к вегетативному размножению. Если семенное размножение содействует быстрому расселению вида и усилению изменчивости признаков в потомстве, то вегетативное ведет в основном к закреплению популяции на занятой территории. При этом растения сохраняют генотипическую однородность, а их количество быстро увеличивается. Но в силу ограниченности рекомбинации наследственных факторов и отсутствия дрейфа генов вегетативное размножение в определенном смысле ведет к изоляции вида, снижению уровня биоразнообразия и групповой однородности организмов. В этом случае при резком изменении условий внешней среды может произойти значительное сокращение численности особей в популяции и снижение ее генетического разнообразия.

Береза, как и большинство других древесных растений, может размножаться как семенным, так и вегетативным способом. В естественных условиях у нее преобладает семенное размножение, и она легко расселяется, занимая свободные территории, нередко выступая породой-пионером. Благодаря способности к вегетативному возобновлению береза может восстанавливать наземные органы, частично поврежденные или утраченные в результате действия абиотических или биотических факторов. Например, при утрате верхушки побега ближайшая к ней почка дает удлинённый побег замещения, принимающий вертикальное положение и обладающий способностью обеспечивать апикальное доминирование. В то же время при искусственном вегетативном воспроизводстве береза обоснованно относится к трудноразмножаемым объектам.

Репродуктивная способность появляется у растений при достижении определенной стадии развития, определяемой генетическими особенностями конкретного вида, и не остается неизменной: годы обильного плодоношения сменяются средне- и слабоурожайными, что особенно ярко проявляется у древесных пород. Например, лиственные породы могут обильно плодоносить с интервалами в 2–3 года, иногда до 5 лет; хвойные – через 2–6, иногда 10 лет. В основном это связано с погодными условиями, предшествующими урожаю.

Многими авторами показано существование ярко выраженной зависимости проявления репродуктивной активности растений от условий внешней среды, поскольку оптимальный рост и развитие генеративных органов происходит в определенных пределах, в частности, в специфичных для каждого вида температурных границах, при которых лучше всего скоординированы скорости отдельных метаболических процессов, принимающих участие в росте и развитии (Аксенова и др., 1973; Лархер, 1978; Райт, 1978). Не случайно важной основой прогрессивной эволюции считается расширение нормы реакции организма на часто меняющиеся условия среды (Шмальгаузен, 1968), что повышает надежность процесса воспроизводства. Формы и способы размножения определяются биологическими особенностями конкретных видов (Дубинин, 1966) и имеют значение для повышения общей их приспособленности к условиям среды обитания. При этом приспособленность у растений

достигается как за счет увеличения фенотипической изменчивости, так и за счет закрепления определенных способов размножения и их комбинированного использования.

Широкая вариабельность карельской березы, например, отмечаемая по форме роста и типу поверхности ствола, является отражением ее высокой фенотипической пластичности, которая в норме обеспечивает рост, развитие и реализацию репродуктивного потенциала генотипов. Вместе с тем результаты многолетних исследований природных популяций карельской березы однозначно говорят о снижении ее общей численности в границах всего ареала (см. гл. 2–4). Особое опасение при этом вызывает почти полное отсутствие естественного возобновления, которое не только ведет к уменьшению численности популяций, но и в определенной степени свидетельствует о начале их деградации. Поэтому изучение репродуктивных способностей карельской березы представляет собой важный аспект исследований биологических особенностей этого уникального объекта.

5.1.1. Семенное размножение

Как уже отмечалось, карельская береза, подобно всем представителям рода Береза, размножается преимущественно семенами (рис. 107). Ее генеративное развитие, как и у всех покрытосеменных растений, состоит из нескольких важнейших взаимосвязанных физиологических процессов: цветения, опыления, оплодотворения и формирования семени, которые структурно связаны с цветком (или соцветием).

Изучение репродуктивного цикла развития карельской березы в условиях южной Карелии показало, что формирование женских генеративных органов начинается с момента их закладки во второй половине июня (год заложения) (Ветчинникова и др., 2013). Макроспорогенез и развитие семяпочек происходит в мае следующего года (год цветения) (рис. 108, А). После опыления и оплодотворения пестичные соцветия (рис. 108, Б) трансформируются в плодовые сережки (рис. 108, Г), которые созревают в конце июля – начале августа (рис. 108, Д). Полный цикл развития женских сережек с созреванием семян, таким образом, растянут на 14–15 месяцев, включая два соседних вегетационных сезона.

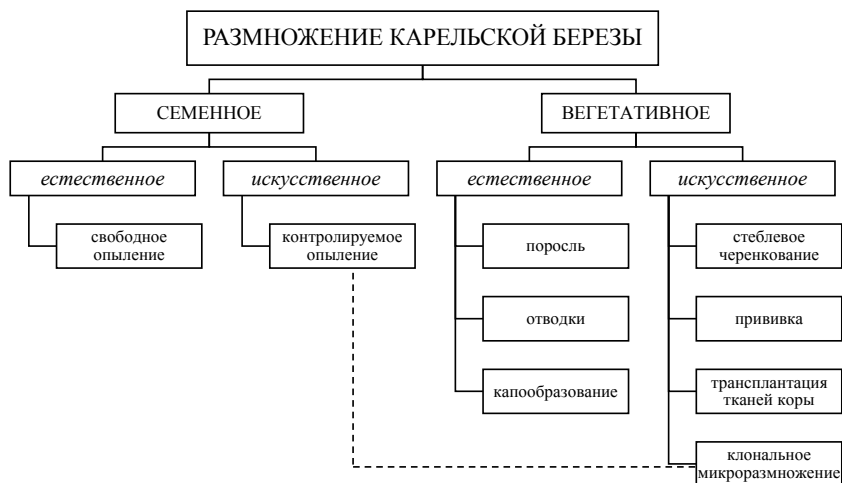


Рис. 107. Способы размножения карельской березы

Женские (пестичные) цветки у березы мелкие, не имеют околоцветника, состоят только из завязи, короткого столбика и двух стилодиев, заканчивающихся рыльцами (Корчагина, 1973), сидят по три в пазухах прицветных чешуй, лишены запаха. Цветки собраны в соцветия – сережки, которые формируются и зимуют внутри пазушных смешанных почек, внешне слабо отличимых от вегетативных. Весной женские соцветия становятся визуально заметными, поскольку при раскрытии почек их рост направлен вертикально вверх (рис. 108, А). Цветут березы одновременно с распусканием листьев или через несколько дней после начала их распускания. Ко времени опыления нитевидные рыльца у пестичных цветков становятся пурпурными (рис. 108, Б). В таком состоянии их называют воспринимающими (Кайгородова, 1975; Кузнецов, Дмитриева, 2006). Этот период в развитии женской генеративной сферы совпадает с массовым пылением мужских соцветий (рис. 108, В) и является недолгим, зависящим от условий внешней среды, преимущественно от температуры и влажности воздуха (Каледа, 1985). Вследствие этого сроки цветения березы из года в год не совпадают и зависят главным образом от суммы эффективных температур. Пороговой среднесуточной температу-

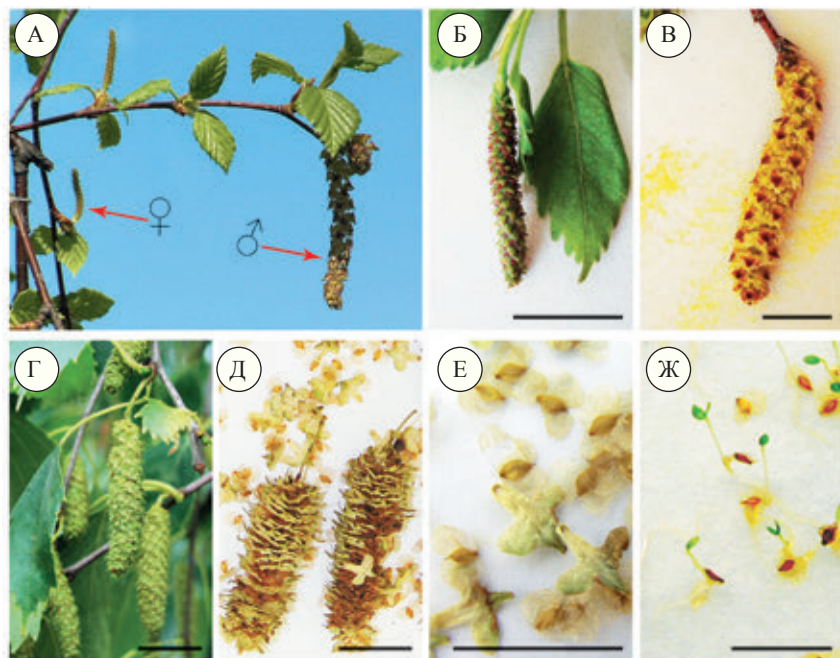


Рис. 108. Внешний вид генеративных органов карельской березы в весенне-летний период развития в условиях южной Карелии: пестичные цветки (♀) и тычиночные (♂), собранные в соцветия, 1-я половина мая (А); воспринимающие пестичные цветки с пурпурными рыльцами ко времени опыления, 1-я половина мая (Б); зрелая пыльца, высыпаящаяся из тычиночных соцветий, 1-я половина мая (В); плодовые сережки в период молочной спелости, начало июня (Г); зрелые плодовые сережки (Д), рассыпающиеся на семена и плодовые чешуйки (Е), конец июля – 1-я половина августа; проростки семян (Ж) (масштабная линейка – 1 см)

рой начала вегетации березы, как и большинства видов растений умеренной зоны, считается +5 °С (Фролова, 1956; Ермаков, 1970; Каледа, 1982; Дорогина, 2007). Более низкие температуры воздуха приостанавливают сезонное развитие растений, но с потеплением оно продолжается.

Мужские генеративные органы у карельской березы после заложения становятся визуально заметными в условиях южной Карелии в июне, т. е. в начале лета (год заложения) (Ермаков, 1986), формирование пыльцы завершается следующей весной, обычно

в середине мая (год цветения) (рис. 108, А, В). В сравнении с циклами физиолого-биохимического развития органов вегетативной и/или женской репродуктивной сферы, процесс формирования пыльцы по длительности является наиболее коротким (Ветчинникова и др., 2012а). Тем не менее он продолжается почти полный календарный год, и многие внешние факторы оказывают воздействие на развитие микрогаметофита. В частности, его свойства и их реализация существенным образом зависят от погодно-климатических характеристик (температура, влажность) отдельных лет (Николаевская и др., 2008, 2009).

Плодоношение у карельской березы в условиях Карелии начинается примерно в 10-летнем возрасте (у привитых растений может происходить уже на следующий год после выполнения прививки). В связи с ограниченностью ресурсов карельской березы и, соответственно, незначительными запасами семян их заготовка проводится обычно вручную путем сбора плодовых сережек с растущих деревьев. При созревании плодовые сережки рассыпаются на семена (плод – односемянный орешек длиной 1–3 мм с двумя перепончатыми крылышками) и трехлопастные плодовые (прицветные) чешуйки (рис. 108, Д, Е). Чешуйки не оказывают влияния на качество семян, а при посеве выступают своеобразным разрыхлителем почвы. Семена у карельской березы очень мелкие: средняя масса 1000 штук (без плодовых чешуек) составляет всего 0,17 г при размахе изменчивости от 0,06 до 0,29 г. Всхожесть семян (рис. 108, Ж) колеблется от 3 до 81 % (Бандер, 1964; Ермаков, 1986; Барсукова, 1995; Ветчинникова, 2005). Вследствие быстрой потери всхожести семена карельской березы, как правило, не хранятся более 1–2 лет, поэтому иногда используются свежесобранными при осеннем посеве, а обычно – весной, в следующий год после их сбора. В отдельные годы семена могут отсутствовать вообще, поскольку у карельской березы, как и большинства других видов березы, наблюдается неравномерное плодоношение: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и слабоурожайными. Очевидно, что низкая всхожесть семян и неравномерное плодоношение также сказываются отрицательно на естественном возобновлении карельской березы.

Как уже было сказано (см. гл. 1), при свободном опылении у карельской березы можно получить большое количество семян, но закрепить в потомстве ценные признаки материнских растений, обладающих узорчатой текстурой древесины, довольно трудно. Это связано с генетическими особенностями пыльцы окружающих деревьев; из семян же отдельно стоящей карельской березы вероятность появления в потомстве узорчатых особей невелика и может составлять всего 2–3 %. Максимально при ветроопылении у карельской березы можно получить в лучшем случае до 25 % или несколько больше растений с узорчатой древесиной.

При искусственном выращивании карельской березы, наряду с отбором ее лучших высокодекоративных форм в природных популяциях, важное место отводится контролируемому опылению (рис. 107), которое позволяет сохранить и воспроизвести разнообразие генетического материала, свойственное этому уникальному объекту. Процесс получения гибридных семян включает в себя изоляцию женских сережек (рис. 109), предварительный сбор пыльцы с тычиночных цветков мужских сережек (рис. 108, В) и ручной перенос ее на рыльца пестиков женских цветков.

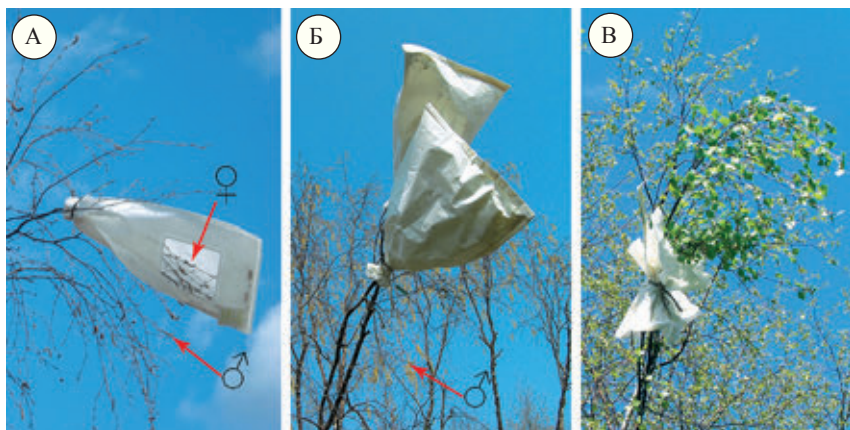


Рис. 109. Изоляция пестичных соцветий (♀) до начала (А) и в момент цветения тычиночных цветков (♂) (Б) при проведении контролируемого опыления (1-я декада мая, южная Карелия). Снятие изоляторов по завершению пыления с обязательным маркированием побегов, участвующих в скрещивании, для дальнейшего сбора с них семян (В) (3-я декада мая, южная Карелия)

Первые работы по контролируемому опылению карельской березы были выполнены в Швеции в 1940–1943 гг. Йонссоном (Johnsson, 1951). В России подобные исследования проводились в 50-е годы А. Я. Любавской (1978) в Карелии и Московской области, в 60-е годы – В. И. Ермаковым (1975а, 1986) – в Карелии и С. Н. Багаевым (1963) – в Костромской области. На основании длительного испытания гибридов первого поколения (F_1) установлено, что при контролируемом опылении доля растений с ярко выраженными признаками, характерными для карельской березы, возрастает в потомстве до 80–90 % (Sarvas, 1966; Любавская, 1971; Ермаков, 1979; Martinsson, 1995; Ветчинникова, 1998, 2005 и др.). Именно поэтому в селекции карельской березы целесообразно применять контролируемое опыление, а для создания лесосеменных плантаций и лесных культур – использовать семена, полученные в результате контролируемого опыления между собой особей с узорчатой древесиной.

Интересно, что изучение всхожести гибридных семян свидетельствует о биологической совместимости и возможности скрещивания карельской березы не только внутри вида (карельская береза × карельская береза, карельская береза × береза повислая и наоборот), но и между видами (карельская береза × береза пушистая и наоборот), причем не только в первом поколении, полученном при скрещивании, но и во втором (Ермаков, 1986).

Таким образом, карельская береза в природных условиях размножается главным образом семенами, но при этом в потомстве обязательно присутствуют особи как с признаками узорчатой текстуры древесины, так и с обычной прямоволокнистой. Применение искусственного опыления позволяет значительно увеличить долю растений, имеющих узорчатую древесину. Логично предположить, что частота узорчатых особей в потомстве в определенной степени зависит от генетических особенностей пыльцы отцовских растений.

Следует особо отметить, что анемофильные растения, к которым относятся представители рода *Betula*, включая карельскую березу, обычно продуцируют большое количество пыльцы, рассеиваемой вне цветка в воздухе и обеспечивающей процесс перекрестного опыления. Эффективность системы ветроопыления

может ограничиваться как внешними факторами (температура и влажность воздуха, скорость и направление ветра), так и морфофизиологическими свойствами пыльцы (Николаевская и др., 2008). К последним относятся: объем пыльцевой продукции (обусловлен периодичностью плодоношения и способностью растений к заложению цветков), сыпучесть пыльцы (зависит от структуры экзины), ее летучесть (обусловлена весом и размерами пыльцевого зерна) и жизнеспособность. Степень изменчивости свойств микрогаметофита может быть связана как с генотипическими особенностями растений (мутации, гены-модификаторы, разная скорость развития и др.), так и с условиями внешней среды (природно-климатическими, эдафическими и пр.). Эффекты взаимодействия этих факторов также весьма важны при формировании качественной, фертильной пыльцы (Николаевская и др., 2009).

В целом успешность оплодотворения определяется биологическими особенностями растения и генетической разнокачественностью его пыльцевых зерен (Геодакян, 1978). Это свойство лежит в основе микрогаметофитного отбора, когда ценность микрогамета определяет, прежде всего, конкурентоспособность зрелой пыльцы (Лях, 1995). Следствием естественного отбора в мужском гаметофитном поколении могут быть существенные изменения в структуре популяций – повышение уровня самофертильности растений, изменение качества потомства и др. (Попова, 1971; Агаджанян, 1987; Орлова, 1994; Цвелев, 2002; Mulcahy, Mulcahy, 1987).

Фертильность мужского гаметофита определяется как генотипом растений, так и влиянием внешних условий (Welsh, Klatt, 1971; Jones, 1976), но она может быть снижена за счет различного рода деформаций (Петрова, Дроздов, 1963; Куприянова, 1965; Николаевская, 1972, 1997; Геодакян, 1978; Николаевская и др., 2008). В частности, дефекты пыльцевых зерен вызывают такие естественные факторы, как гибридизация, полиплоидия, нарушения в половом процессе (Петрова, Дроздов, 1963; Куприянова, 1965; Попова, 1971; Николаевская, 1972, 1997; Геодакян, 1978; Орлова, 1994). Среди абиотических факторов, влияющих на фертильность пыльцы, можно отметить физические и химические мутагенные агенты (Freeling, 1981).

Пыльца березы повислой, наиболее распространенного в европейской зоне вида берез, изучена довольно полно. Особенности ее морфологии, жизнеспособность, прорастание на рыльце пестика и в искусственной среде отражены во многих публикациях (Dahl, Fredrikson, 1996; Pasonen et al., 2000, 2001; Pietarinen, Pasonen, 2004). В ряде работ показаны сезонные изменения цветения и пыления берез (Corden et al., 2000; Laadi, 2001; Emberlin et al., 2003), уровень пыльцевой продуктивности эндемичных видов березы (Pasonen et al., 2001; Nagamitsu et al., 2006), влияние генотип-средового взаимодействия на рост пыльцевых трубок в процессе оплодотворения (Holm, 1994; Loverine, 1997; Pasonen et al., 2002; Pietarinen, Pasonen, 2004). В отличие от этого особенности пыльцы карельской березы практически не исследованы.

При изучении морфо-физиологической характеристики пыльцы карельской березы нами она сравнивалась с пыльцой других аборигенных видов – березы повислой, березы пушистой и березы карликовой, а также интродуцированных видов – березы Эрмана и березы японской (*Betula japonica* Sieb.) (Николаевская и др., 2008). Сбор пыльцы осуществляли с деревьев, произрастающих на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН, расположенных вблизи г. Петрозаводска. При изучении морфо-физиологических особенностей пыльцы мы учитывали существующую точку зрения о необходимости разделения понятий «фертильность» и «жизнеспособность» (Челак, 1989; Яндовка, Шамров, 2006). Методические детали этой работы опубликованы ранее (Николаевская и др., 2008).

Пыльцевые зерна изученных видов березы имели округло-угловатую или эллиптическую форму с хорошо заметными тремя порами с утолщенным ободком и две оболочки – интину и экзину (рис. 110, А). Четко выделялось округлое, более темное, чем цитоплазма, ядро клетки. После окрашивания ацетокармином мелкозернистая цитоплазма имела темно-розовый цвет (рис. 110, Б), что свидетельствовало о морфологической зрелости мужского гаметофита. Клетки спермиев не просматривались, но часто обнаруживались в пыльцевой трубке при прорастании пыльцы. Стерильные пыльцевые зерна были представлены смятыми неправильной формы клетками с разрушенной или агрегированной цитоплазмой,

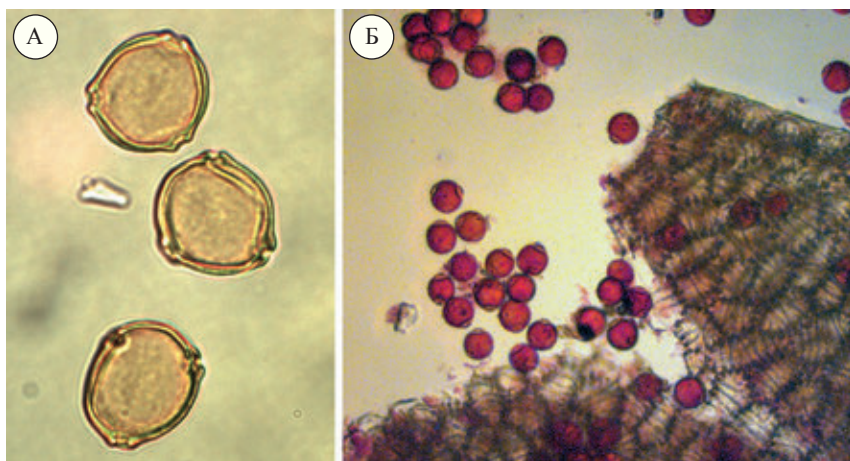


Рис. 110. Внешний вид пыльцы березы с хорошо заметными тремя порами (А) и после окрашивания ацетокармином (Б) (фото О. С. Серебряковой)

клетками треугольной формы без содержимого и с тремя поровыми отверстиями по углам. Встречались зерна вполне сформированные, но с неокрашенной цитоплазмой. Нередко в сгустках разрушенной цитоплазмы выявлялись скопления липидов.

Величина пыльцевых зерен у изученных видов варьировала от 0,023 до 0,038 мм (рис. 111, А). При этом аборигенные виды (береза пушистая, береза повислая и карельская береза) по размеру пыльцевых зерен почти не различались между собой (0,029, 0,031 и 0,030 мм, соответственно). Наиболее крупные пыльцевые зерна (0,038 мм) оказались у одного из интродуцированных видов – березы Эрмана, а самые мелкие, как и следовало ожидать, – у березы карликовой (0,023 мм).

Прорастание пыльцы на искусственной среде (рис. 112) происходит сравнительно медленно: только спустя 6–7 часов от начала опыта пыльцевые трубки достигали максимального размера. Длина пыльцевой трубки у изученных видов колебалась от 0,09 до 0,19 мм (рис. 111, Б). Наибольшую длину пыльцевой трубки среди местных видов зафиксировали у березы повислой (0,17 мм), а среди интродуцированных – у березы Эрмана (0,19 мм). Наименьшие значения данного показателя отмечены у пыльцы карельской березы и березы пушистой (0,09 и 0,12 мм, соответственно).

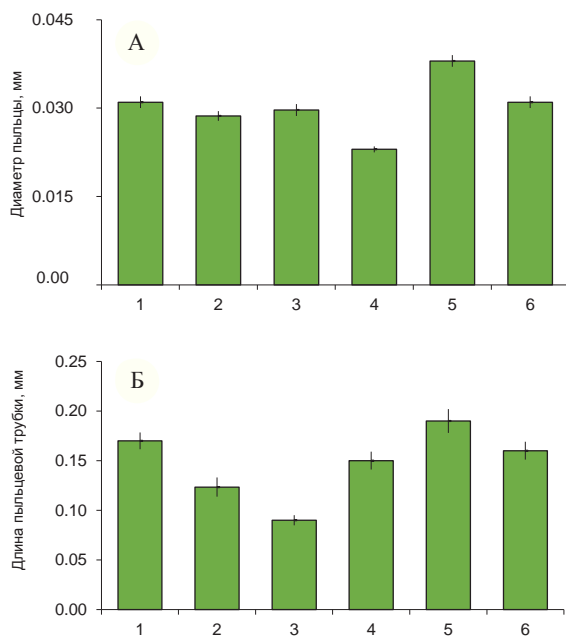


Рис. 111. Размер пыльцевого зерна (А) и длина пыльцевых трубок (Б) у различных видов березы:

1 – береза повислая, 2 – береза пушистая, 3 – карельская береза, 4 – береза карликовая, 5 – береза Эрмана, 6 – береза японская

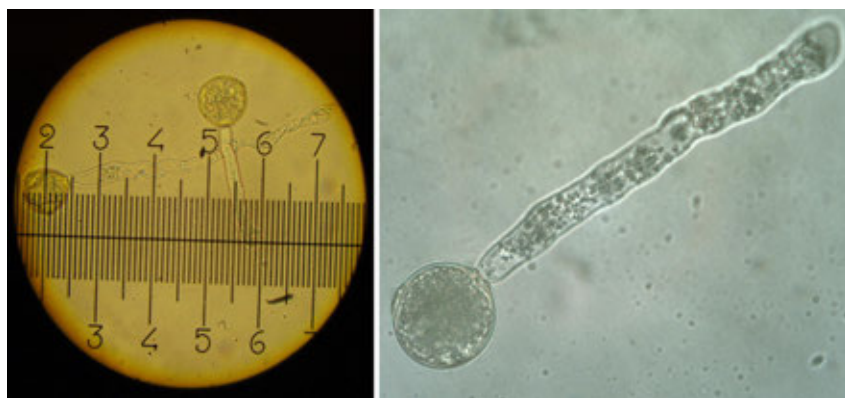


Рис. 112. Прорастание пыльцы березы на искусственной среде (0,01 % раствор борной кислоты, 16 % раствор сахарозы и 1 % агар) (фото О. С. Серебряковой)

Нестабильность погодных условий, резкие перепады температур и возврат заморозков, засушливость или избыточная влажность могут оказать отрицательное воздействие и вызвать как структурные, так и функциональные изменения пыльцевых зерен в период их формирования. Цветение у березы происходит раньше или одновременно с распусканием листьев, поэтому фертильность пыльцы и способность ее к прорастанию в значительной степени зависят от низких температур в весенний период, возврат которых часто наблюдается в условиях Карелии (Николаевская и др., 2008, 2009).

Исследования показали, что количество морфологически зрелой (потенциально фертильной) пыльцы, собранной у разных видов березы, значительно различалось (табл. 24). Наиболее высокие средние значения фертильности пыльцы отмечены у березы пушистой (94,4 %), а наименьшие – у березы Эрмана (60,2 %). Карельская береза по данному признаку (73,4 %) занимала промежуточное положение между березой повислой и березой пушистой (67,2 и 94,4 %, соответственно). У березы карликовой величина фертильности пыльцы (73,0 %) была близкой к значениям карельской березы, но по уровню дисперсии этого признака была существенно выше, чем у других изученных видов. Отметим, что значительные различия наблюдались не только между видами, но и между отдельными особями. Наиболее отчетливо это проявилось у березы повислой и карельской березы, у которых фертильность отдельных особей различалась почти в 2 раза (табл. 24, рис. 113).

Таблица 24. Фертильность пыльцы различных видов березы

Вид, разновидность	№ растения	Фертильность пыльцы, %	σ^2	Коэффициент вариации, %
Береза пушистая	5CB	$92,3 \pm 0,9$	4,5	2,3
	D1	$96,1 \pm 0,3$	0,4	0,6
	1CB	$94,7 \pm 0,7$	2,7	1,7
Береза повислая	34	$70,9 \pm 6,1$	219,5	20,9
	35	$89,7 \pm 0,8$	3,9	2,2
	7	$41,5 \pm 4,9$	148,1	29,7
Карельская береза	A22	$90,5 \pm 3,5$	74,2	9,5
	A23	$86,5 \pm 0,9$	4,9	2,6
	51	$43,1 \pm 4,4$	114,8	24,9
Береза карликовая	1K	$73,0 \pm 8,2$	402,2	27,5
Береза Эрмана	32	$60,2 \pm 2,6$	40,6	10,5
Береза японская	27	$85,8 \pm 2,1$	26,4	5,9

Примечание. По данным ацетокарминового метода.

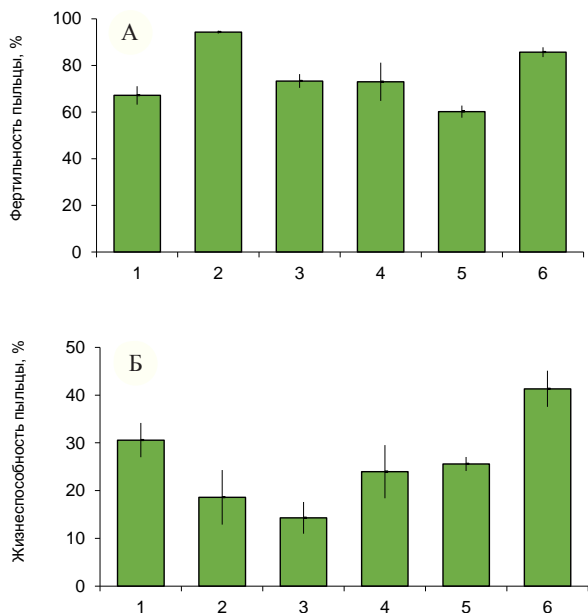


Рис. 113. Межвидовые различия в уровне фертильности (А) и жизнеспособности (Б) пыльцы у аборигенных и интродуцированных видов березы: 1 – береза повислая, 2 – береза пушистая, 3 – карельская береза, 4 – береза карликовая, 5 – береза Эрмана, 6 – береза японская

Наиболее высокая величина жизнеспособности пыльцы, оцененная по прорастанию на агаризованной среде, оказалась у интродуцента березы японской (41,3 %) и аборигенного вида березы повислой (30,6 %), а самая низкая – у карельской березы (14,3 %) (табл. 25). Близкой по значениям к последней была величина жизнеспособности пыльцы березы пушистой (18,3 %). Коэффициент вариации данного показателя был высоким у растений всех видов и особенно у карельской березы. Изученные виды березы сильно различались между собой и по показателю, отражающему долю проросшей пыльцы от фертильной (табл. 25). Среди аборигенных видов наибольшую долю проросшей пыльцы наблюдали у березы повислой (около 39 %), которая почти в 2 раза оказалась выше по сравнению с карельской березой и березой пушистой (19,8 и 19,7 %, соответственно).

Таблица 25. Жизнеспособность пыльцы различных видов березы

Вид, разновидность	№ растения	Жизнеспособность пыльцы, %	σ^2	Коэффициент вариации, %	Доля проросшей пыльцы от фертильной, %
Береза пушистая	5CB	25,2 ± 7,8	368,3	29,5	27,7
	Д1	15,3 ± 4,4	118,2	71,1	15,9
	1CB	14,9 ± 4,9	118,3	32,7	15,7
Береза повислая	34	30,4 ± 3,9	78,6	29,2	42,9
	35	30,7 ± 3,7	51,5	23,3	34,2
Карельская береза	A22	11,6 ± 6,6	259,8	139,0	12,8
	A23	2,7 ± 0,6	2,1	53,2	3,1
	51	28,5 ± 2,8	37,9	21,6	43,5
Береза карликовая	1К	23,9 ± 5,6	154,4	51,8	32,8
Береза Эрмана	32	25,6 ± 1,5	10,7	12,8	42,7
Береза японская	27	41,3 ± 3,8	71,9	20,5	48,2

Примечание. По данным проращивания пыльцы на искусственной среде (0,01 % раствор борной кислоты, 16 % раствор сахарозы и 1 % агар).

Таким образом, сравнительный анализ морфо-физиологических признаков пыльцы (размер пыльцы, длина пыльцевой трубки, фертильность, жизнеспособность) карельской березы и других видов березы (березы повислой, березы пушистой и березы карликовой), широко распространенных в условиях южной Карелии, а также двух интродуцированных видов – березы Эрмана и березы японской – показал, что наиболее крупные размеры пыльцевого зерна – 0,038 мм оказались у интродуцированного вида березы Эрмана, а самые мелкие – у березы карликовой (0,023 мм). Достоверные различия между другими аборигенными видами по этому признаку не выявлены. Наибольшая длина пыльцевой трубки зафиксирована у интродуцента березы Эрмана (0,19 мм) и у березы повислой (0,17 мм), наименьшая – у пыльцы карельской березы и березы пушистой (0,09 и 0,12 мм, соответственно). Самый высокий уровень фертильности пыльцы наблюдался у березы пушистой (94,4 %), а наименьший – у интродуцента березы Эрмана (60,2 %). Наибольшей жизнеспособностью отличалась пыльца интродуцента березы японской (41,3 %), а самой низкой – карельской березы (14,3 %).

Не исключая возможного влияния экологических факторов на морфо-физиологические показатели формирующейся пыльцы, тем не менее следует подчеркнуть, что наблюдаемые различия в экспрессии признаков мужского гаметофита прежде всего отражают генетическое своеобразие отдельных видов березы, связанное, в частности, с их приспособленностью к условиям существования. По всей вероятности, такие свойства позволяют пыльце успешно конкурировать в процессах опыления и оплодотворения, и эта способность, в конечном счете, направлена на поддержание размножения, распространения и выживания исследуемых видов в конкретных условиях их местообитания. В то же время у каждого из исследованных видов сложилась своя стратегия в отношении формирования и поведения мужского гаметофита в условиях анемофилии. У одних видов это хорошо выраженный компенсаторный эффект, позволяющий успешно осуществлять функцию оплодотворения. Например, у березы повислой и березы Эрмана низкая фертильность пыльцы компенсируется высоким уровнем ее жизнеспособности и развитием удлинённой пыльцевой трубки. У березы пушистой, наоборот, при высокой фертильности пыльцы наблюдается низкий процент прорастания и небольшая длина пыльцевой трубки. Береза карликовая имеет мелкие размеры пыльцы, но довольно высокие значения фертильности, жизнеспособности, а также длины пыльцевой трубки, что позволяет этому виду занимать свою нишу в специфических для нее условиях среды. Свойства пыльцы карельской березы по некоторым показателям (очень низкая жизнеспособность и небольшая длина пыльцевой трубки) оказались хуже, чем у других берез. Подобные морфо-физиологические особенности пыльцы карельской березы, очевидно, снижают эффективность процессов опыления, оплодотворения и получения полноценных семян, что, наряду с другими факторами, объясняет ее ограниченный ареал и низкий уровень естественного возобновления.

5.1.2. Вегетативное размножение

Карельская береза, как и многие другие виды березы, в результате эволюционного развития приобрела способность восстанавливать утраченные части надземных органов или локальные повреждения

в результате естественного вегетативного возобновления. Благодаря этому полной гибели растений в результате их повреждения, как правило, не происходит.

В природных условиях наиболее распространенным способом вегетативного размножения у карельской березы является порослевое возобновление (рис. 107). Поросль обычно появляется из придаточных почек у основания ствола (пнёвая поросль) в результате естественной гибели дерева или после его рубки (рис. 114). Возможно также формирование порослевых побегов из спящих почек, расположенных на оставшейся части ствола (стволовая поросль), однако по мере его разрушения такого рода поросль обычно погибает. Образование порослевых побегов из придаточных почек ствола карельской березы со временем способствует развитию у нее многоствольной, или гнездовидной, формы роста (см. гл. 3, рис. 70, А, 71). В зависимости от условий произрастания такая поросль может



Рис. 114. Внешний вид порослевых побегов спустя три года после незаконной рубки деревьев карельской березы (Заонежье, Медвежьегорский район, Республика Карелия)

сформировать полноценные деревья, и тогда образующееся «гнездо» состоит из нескольких стволов. Более часто такие многоствольные, или гнездовидные, деревья встречаются в природных популяциях карельской березы. Очевидно, что при росте «пучком» поросль березы легче преодолевает конкуренцию с травянистой растительностью, а затем и с древесной.

Гнездовидная, или многоствольная, форма роста, по всей вероятности, определила наблюдаемое иногда в природе размножение карельской березы отводками. Полегшие или наклонившиеся ветви или стволы в местах соприкосновения с почвой со временем могут укорениться (Ермаков, 1970). В местах укоренения развиваются новые побеги, дающие начало образованию самостоятельных деревьев (рис. 115). Специальные исследования, свидетельствующие о возможности вегетативного размножения карельской березы отводками, были проведены в 50-е годы в Германии (Scholz, 1960). По-видимому, способность к размножению отводками является одной из биологических особенностей березы, которая реализуется в определенных ситуациях.

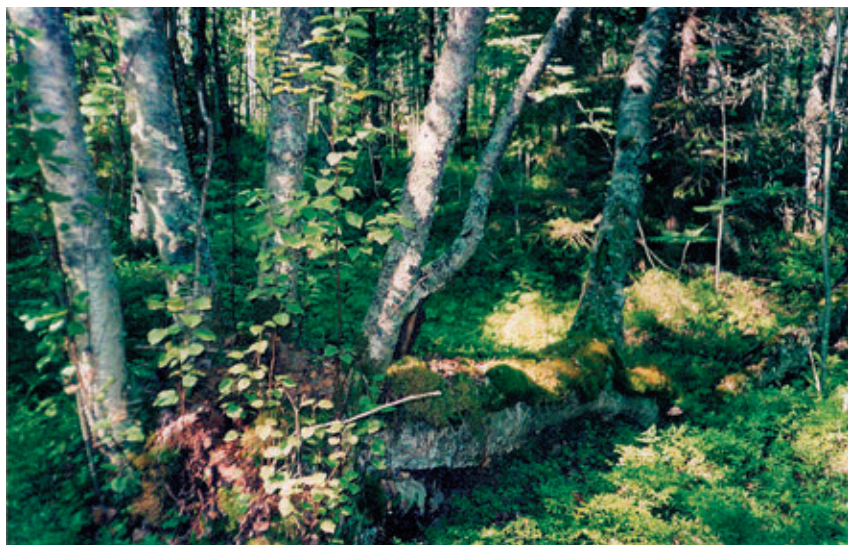


Рис. 115. Размножение карельской березы отводками (заказник карельской березы «Каккоровский», Прионежский район, Республика Карелия)

Определенное значение в возобновлении карельской березы в природных условиях играет ее способность к образованию спящих почек и формированию капов (см. гл. 1, рис. 11), которые отличаются высокой меристематической активностью. Они обычно образуются в виде отдельных очагов у корневой шейки или на стволах. При ухудшении условий произрастания прикорневые капы способствуют формированию кустарниковой формы роста растений. Однако следует заметить, что капообразование у карельской березы хотя и происходит, но крайне редко.

Таким образом, в природных условиях вегетативное размножение карельской березы осуществляется преимущественно порослью и изредка отводками или путем образования капов.

Возникшая и обострившаяся необходимость в сохранении и размножении уникальных форм карельской березы, достигших возраста 15–20 лет и старше (когда проявляются все его ценные признаки), способствовала развитию работ, направленных на разработку и совершенствование способов искусственного вегетативного размножения (см. рис. 107). Решение этого вопроса возможно за счет физиологического омоложения, или реювенилизации, деревьев (Bonga, 1982; David, 1982). Омоложение предполагает стимулирование образования придаточных почек, например, за счет окулировки порослевых побегов (Соколов, 1959), индукцию побегообразования путем обрезки деревьев, выполнения прививки или черенкования и т. д. Кроме того, реювенилизация тканей взрослых растений наблюдается в процессе культивирования *in vitro* (Srivastava et al., 1985; Perez, Postigo, 1989; Sato, 1991).

Работы по разведению карельской березы путем стеблевого или зеленого черенкования проводились в Ленинградской (Евдокимов, Савельев, 1991; Савельев, 1992; Евдокимов, 1994), Московской областях (Шапкин, Казанцева, 1996), в Башкирии (Байбурина, Жерновкова, 1999), а также в Латвии (Бандер, 1964), Словакии (Paġan, Paġanová, 1994) и Финляндии (Ruupänen, 1987). В качестве физиологически активных веществ обычно используют индолилуксусную кислоту, индолилмасляную, парааминобензойную, фумаровую кислоты, полистимулин А-6 и другие вещества. Приживаемость укорененных растений в среднем составляет от 1,6 до 40 % в зави-

симости от используемого вещества и его концентрации, способа обработки, а также возраста размножаемого растения. Наилучшие результаты по укоренению черенков получены для молодых растений. Некоторые авторы отмечают слабую зимостойкость таких саженцев в условиях северных регионов (Багаев и др., 1985; Евдокимов, Савельев, 1991). В целом опыты показали, что карельская береза относится к трудноукореняемым породам, и поэтому размножение зелеными черенками как способ выращивания посадочного материала не получило широкого распространения.

Среди наиболее эффективных способов вегетативного размножения карельской березы оказалась прививка (Ветчинникова и др., 1987; Ветчинникова, 2005; Лаур, 2011). В Карелии первые работы по осуществлению прививок у древесных растений, в том числе у карельской березы, были проведены в начале 60-х годов (Ермаков, 1970). Результаты этих работ показали, что в открытом грунте средняя приживаемость привитых растений составляет не более 20 %. Однако этот показатель можно значительно повысить за счет использования теплиц с полиэтиленовым покрытием. Подвоями обычно служили 3–5-летние растения березы повислой и/или березы пушистой. Ветви (привой) заготавливали с предварительно отобранных лучших деревьев карельской березы. Для размножения выбирали растения, отличающиеся хорошо выраженными признаками, которые необходимо воспроизвести.

Все способы прививки древесных растений как у нас в стране, так и за рубежом основываются на использовании в качестве привоя зимних (в стадии относительного покоя) или летних (одревесневших) побегов. В Карелии для вегетативного размножения карельской березы чаще применялись такие способы прививки, как «за кору» и «в боковой разрез клинозаостренным основанием черенка», но наилучшие результаты получены при использовании способа прививки вегетирующим привоем (Ермаков, 1983), являющегося разновидностью способа «аблактировки», или сближения (рис. 116). Его отличительная черта заключается в том, что в качестве привоя используются активно вегетирующие ветви (в облиственном состоянии). Дополнительное водное питание, используемое при этом, обеспечивает тканям привоя необходимую оводненность,

поддерживая тем самым процессы обмена веществ в период срастания прививаемых компонентов. Сам процесс прививки заключается в следующем: с помощью острого ножа (или лезвия бритвы) на поверхности как подвоя, так и привоя выполняется продольный срез длиной 5–7 см (по возможности по камбию без древесины). Затем полученные в результате срезов плоскости соединяются таким образом, чтобы ткани флоэмы (живые клетки коры) привоя и подвоя совпали. Если диаметр привоя меньше, чем у подвоя, то совмещение краев указанных тканей выполняется по одной стороне. При этом не допускается размещение плоскости среза привоя (в случае его меньшего диаметра) в центральной части стебля подвоя, т. е. на поверхности ксилемы (древесины) подвоя. Место прививки плотно закрепляется снизу вверх медицинским лейкопластырем (шириной 0,7 мм), имеющем хлопчатобумажную основу. Через одну-две недели часть побегов на подвое обрезается, а через месяц убирается емкость с водой и секатором срезается базальная часть привоя.



Рис. 116. Внешний вид растений карельской березы, привитых способом вегетирующего привоя с дополнительным водным питанием (место прививки указано стрелкой)

Верхняя (относительно места прививки) часть подвоя обрезается весной следующего года. Подвой у привитых компонентов выполняет сначала проводящую функцию, а затем механическую.

Заметное влияние на приживаемость прививок в условиях Карелии оказывают сроки их выполнения. В частности, здесь наиболее оптимальным является период со второй половины июня по первую половину июля, причем в течение первого года привитые растения желательно выращивать в условиях закрытого грунта (рис. 116). Низкая приживаемость наблюдается при проведении прививочных работ в весенний период (в условиях Карелии это май – начало июня) вследствие слабой активности процесса каллусообразования и возможности повреждения вновь образуемых тканей заморозками.

В настоящее время на экспериментальном участке Института леса КарНЦ РАН вегетативное клоновое потомство карельской березы, полученное способом прививки, представлено более чем 60 генотипами (рис. 117). Их возраст составляет около 40 лет. Боль-



Рис. 117. Клоны карельской березы, полученные путем прививки спустя 35 лет (Агробиологическая станция Института биологии КарНЦ РАН, пригород г. Петрозаводска, Республика Карелия)

шинство деревьев находятся в репродуктивной фазе, но из-за большой густоты на участке уже наблюдается самоизреживание.

Таким образом, для вегетативного размножения карельской березы в условиях Карелии наиболее эффективным является способ прививки вегетирующим привоем с дополнительным питанием, при котором в качестве привоя можно использовать побеги не только в состоянии вынужденного покоя, но и активно вегетирующие. Имеющиеся генотипические особенности прививаемых компонентов и их фенотипическое проявление в дальнейшем сохраняются, поэтому привой карельской березы имеет узорчатую текстуру древесины, присущую исходному растению (см. гл. 1, рис. 23, Б).

При изучении вопроса о генетической природе и биологической совместимости тканей различных видов и разновидностей березы, наряду с многолетними опытами по гибридизации и прививке, нами проведены эксперименты по трансплантации тканей коры карельской березы на стволы обычной березы (см. гл. 1, рис. 24, 25). В результате происходит срастание генетически разнородных тканей в единую: под пересаженной корой карельской березы (донор) на стволе дерева обычной березы (реципиент) формируется свойственная первой узорчатая текстура древесины, а за пределами пересаженного участка – сохраняется древесина растения-реципиента.

Примеры образования комбинированной по текстуре древесины, когда участки узорчатой древесины чередуются по окружности и длине ствола с участками обычной текстуры, обнаруживаются у деревьев карельской березы и в природных популяциях. Особенно ярко это явление выражено у карельской березы с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола, у которого в местах утолщений формируется узорчатая текстура древесины, а между утолщениями – обычная текстура. Кроме того, в естественных и искусственных насаждениях встречаются деревья, у которых на протяжении многих лет в нижней части ствола имеются признаки «карелистости» (чаще с мелкобугорчатым типом поверхности ствола), а в верхней они отсутствуют и древесина развивается по типу, характерному для обычной березы (рис. 118). Ограниченное формирование узорчатой текстуры в древесине (на протяжении 70 см от корневой шейки) наблюдали и финские исследователи (Saarnio, 1976), но причины этого явления пока не установлены.

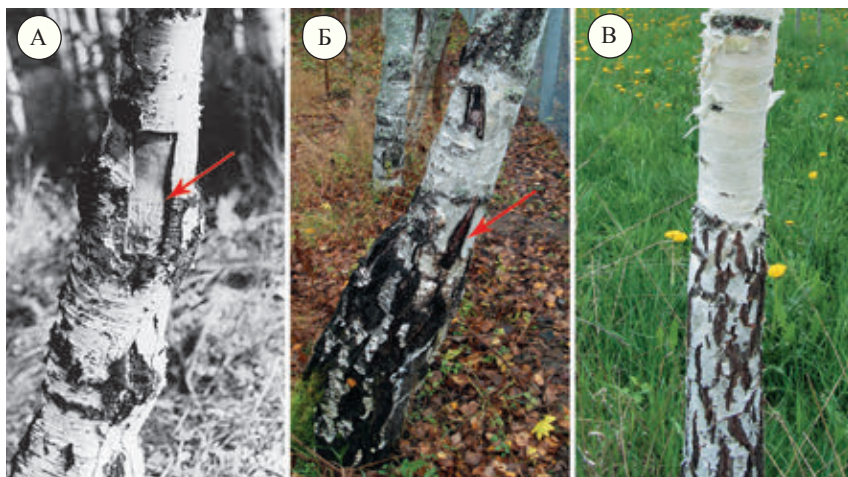


Рис. 118. Деревья карельской березы, у которых в нижней части ствола развивается узорчатая текстура древесины, а в верхней – прямоволокнистая, произрастают как в Карелии (А, Б), так и в Швеции (В). Зона перехода одной древесины в другую под снятой корой (А) и спустя 25 лет (Б) показана стрелкой

Таким образом, карельская береза, как и многие другие представители рода *Betula*, в естественных условиях (при свободном опылении) размножается главным образом семенным путем, но при этом в потомстве обнаруживаются особи как с признаками узорчатой древесины, так и с обычной прямоволокнистой текстурой. Доля потомков с узорчатой древесиной значительно возрастает при проведении искусственного контролируемого опыления. Вегетативное размножение карельской березы в природных условиях происходит гораздо реже и осуществляется в основном за счет образования поросли и изредка – отводков или капов. Искусственное воспроизводство может осуществляться стеблевым черенкованием или трансплантацией тканей (частей стебля), однако наиболее эффективным является прививка. Для сохранения генофонда карельской березы и ее расширенного воспроизводства, наряду с традиционными способами семенного и вегетативного размножения, целесообразно активнее использовать современные биотехнологии. Наиболее перспективной среди них является технология клонального микроразмножения в культуре *in vitro*.

5.2. Использование современных биотехнологий для воспроизводства карельской березы

Разработка новых эффективных способов, с помощью которых можно ускоренно размножать ценные виды древесных растений, в том числе трудноукореняемые, сохраняя при этом их генетическую основу, активно велась в последние десятилетия 20-го века (Viherä-Aarnio, Velling, 2001). Среди них имеются и работы, посвященные размножению *in vitro* различных видов березы (Huhtinen, Yahyaoglu, 1974; Huhtinen, 1976; McCown, Amos, 1979; Chalupa, 1981a, b; Simola, 1985a, b; Srivastava et al., 1985; Minocha et al., 1986; Welander, 1988, 1993; McCown, 1989; Meier-Dinkel, 1992 и др.). Основными объектами исследований европейских ученых являются береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) (Chalupa, 1983, 1987; Илиев, 1988; Welander, 1993). Американские исследователи (McCown, Amos, 1979) изучали березу плосколистную (*Betula platyphylla* var. *szechuanica* (Schneid.) Rehd.), японские (Saito, Ide, 1985a, b) – березу японскую (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* Hara). Проводились также работы по клональному микроразмножению березы даурской (*Betula davurica* Pall), березы Шмидта (*Betula schmidtii* Regel) (Lee et al., 1986; Ide, Nishikawa, 1993) и березы ребристой (*Betula costata* Trautv.) (Hong et al., 1986; Minocha et al., 1986).

Эти работы показали, что вегетативное размножение различных видов березы в культуре тканей (Meier-Dinkel, 1992; Jokinen, Törmälä, 1991) может происходить тремя путями:

- за счет активации развития уже имеющихся в растениях меристем в пазушных (аксиллярных) почках стебля;
- за счет индукции образования новых придаточных (адвентивных) побегов непосредственно из ткани листа или каллуса;
- за счет возникновения почек или эмбриоидов (соматический эмбриогенез) из каллусной ткани, суспензионной культуры клеток или протопластов.

Активация пазушных (аксиллярных) меристем предполагает устранение апикального (верхушечного) доминирования, в результате под влиянием экзогенных гормонов образуется пучок побегов

1-го порядка (Meier-Dinkel, 1992). Затем эти побеги легко отделяются друг от друга и могут дать начало побегам 2-го, 3-го порядка и т. д. В культуре такого типа участвуют уже сформировавшиеся меристемы, особенностью которых является генетическая стабильность.

Два других пути предполагают формирование новых меристематических клеток среди ранее специализированных в результате процесса дедифференциации. В частности, придаточные (адвентивные) побеги могут формироваться непосредственно на вводимой *in vitro* ткани (часть стебля, листа, корня) и/или после образования культуры каллуса, что обусловлено способностью растений к регенерации утраченных частей и органов (Meier-Dinkel, 1992). При размножении растений путем адвентивного побегообразования обычно имеется продолжительная стадия каллусогенеза с несколькими промежуточными субкультурами до начала выраженного морфогенеза.

В основе указанных способов клонального микроразмножения лежат процессы морфо- и органогенеза, при этом образование побегов и корней обычно происходит поочередно, и для их развития необходимы две разные питательные среды.

При соматическом эмбриогенезе образование эмбриоидоподобных структур, которые имеют морфологическое сходство с зародышами, происходит не из зиготы, как при половом размножении, а из соматических (вегетативных) клеток. Более того, в условиях *in vitro* соматические зародыши проходят процессы развития, схожие с таковыми для эмбриоидов зиготического происхождения. Каждый соматический зародыш потенциально способен развиваться в нормальный проросток. Определенное преимущество соматического эмбриогенеза заключается в том, что у соматических зародышей апикальная меристема побега и корня формируется одновременно, однако то, что их образование происходит обычно через стадию каллуса или суспензионную культуру существенно повышает возможность возникновения мутаций. Этот путь используется преимущественно для размножения хвойных пород (Третьякова и др., 2012).

К настоящему времени растения березы получены с использованием всех трех указанных выше путей, но для массового размножения наиболее перспективными являются первые два пути индукции

пазушных и придаточных побегов. Низкая частота получения соматических эмбрионов из тканей березы (Маковейчук, 1996) и высокая вероятность получения мутаций не позволяют пока использовать путь соматического эмбриогенеза в производственных масштабах.

Сравнение биотехнологии формирования побегов из пазушных (аксиллярных) почек по сравнению с придаточным (адвентивным) побегообразованием показало преимущество последнего по количеству вновь формируемых побегов. Вместе с тем при адвентивном образовании побегов у растений возможно проявление соматоклональной изменчивости, поскольку в этом случае размножение сопровождается процессом каллусообразования (Chalupa, 1981a). Исследованиями ряда авторов показано, что для развития адвентивных почек из каллуса применяются довольно высокие концентрации цитокининов и ауксинов (Saito, Ide, 1985a; Struve, Lineberger, 1988). Использование же низких концентраций ростовых веществ, достаточных для индукции пазушных побегов, препятствует каллусообразованию или значительно снижает скорость его формирования (Sato et al., 1986; Ryynänen, 1988), но при этом почти полностью исключает появление хромосомных aberrаций, которые обычно характерны для каллусной ткани.

Как известно, в каллусной ткани содержится несколько тысяч клеток, каждая из которых в силу тотипотентности может развиться в целое растение, поэтому этот путь считается перспективным с точки зрения коэффициента размножения. Однако при прохождении клетками стадии дедифференциации в условиях *in vitro* существует вероятность полиплоидизации и анеуплоидизации, что увеличивает вероятность получения генетически измененного потомства (соматоклональная изменчивость). Так, Боллестер и Витез (Ballester, Vietez, 1987) обнаружили при размножении березы повислой *in vitro* около 6 % растений с аномалиями. Методом индуцированного морфогенеза из каллусных культур генеративного и соматического происхождения Г. М. Табацкая и Г. Л. Бутова (1988) получили растения тополя, но при этом в структурах соматического происхождения было отмечено наличие триплоидных и полиплоидных клеток (более 70 %), а в каллусах генеративного происхождения наблюдалась значительная анеуплоидия. Среди 3 тыс. растений-регенерантов

березы плосколистной, полученных от 200 генотипов, американские исследователи, наоборот, не обнаружили растений с какими-либо заметными отклонениями (McCown, McCown, 1987). В Финляндии при коммерческом выращивании березы с использованием культуры *in vitro* обнаружен только один aberrантный генотип (Jokinen et al., 1989).

Регенерация побегов березы из каллусных тканей получена при введении в культуру *in vitro* корней и листьев (Srivastava et al., 1985), камбиальной ткани ауксибластов (Huhtinen, Yahyaoglu, 1974), сегментов побегов (Perez, Postigo, 1989), укороченного побега прошлого года (Hong et al., 1986) и др. (Huhtinen, 1978). Клональное микроразмножение березы посредством пазушного побегообразования получено из сеянцев и молодых деревьев при использовании верхушки побегов, верхушечных и боковых почек, а также сегментов стебля (McCown, Amos, 1979; Lee et al., 1986; Welander, 1988). Формирование придаточных (адвентивных) почек непосредственно на ткани листа удалось получить японским ученым (Saito, Ide, 1985a).

Карельскую березу в исследования по клональному микроразмножению впервые включили финские (Ruynänen, Ruynänen, 1986) и немецкие (Matschke et al., 1987a, b) ученые (табл. 26). Определенный интерес к ней проявили в Швеции (Wallin, Montalba, 1986) и Норвегии (Hodnebrog, 1996a). В результате было показано, что при размножении в культуре *in vitro* вегетативное потомство карельской березы сохраняет способность к формированию узорчатой текстуры древесины. Подтверждением этого явились также положительные результаты, полученные при размножении триплоидной формы карельской березы (рис. 119, А), получившей название «Olli» в честь своего первооткрывателя Olli Henkinheimo (см. гл. 2) (Ruynänen, Ruynänen, 1986). В 1997 г. более 100 таких клонированных растений было высажено в полевые условия (Mikkela, 1992).

В России в конце 80-х – начале 90-х годов карельская береза в качестве объекта для клонального микроразмножения изучалась в г. Уфе (Байбурина и др., 1988, 1990; Байбурина, 1998; Путенихин, 2007) (рис. 119, Б, В), в г. Воронеже (Бутова и др., 1990), в г. Петрозаводске (Ветчинникова, 1993, 1998) и г. Санкт-Петербурге (Савельев, 1992).



Рис. 119. Одни из первых клонов карельской березы, полученные в культуре тканей, в Финляндии (триплоидная карельская береза Olli, Пункахарью) (А) и в Республике Башкортостан (карельского происхождения) (фото А. А. Зариповой (Б), В. П. Путенихина (В))

Таблица 26. Состав питательной среды и концентрации регуляторов роста, используемых на разных этапах клонального микроразмножения карельской березы

30	Межуз- ловые стеблевые сегменты	II-K	MS	0,5	—	—	—	—	0,5– 3,0	—	—	—	Формирование каллуса	Бугова и др., 1990
		II	MS	1,0	—	—	—	—	—	0,1	—	—	Формирование побегов и образо- вание корней	
		III	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Формирование побегов и образо- вание корней	
20–22	Пазушные почки и межуз- ловые стеблевые сегменты	II+III	WPM, BTM, MS, MS*	1	—	—	—	—	—	0,05	—	—	Индукция почек, элонгация и мультипликация побегов	Ditmar, 1991
		II+III	WPM, BTM, MS, MS*	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—		
		II+III	WPM, BTM, MS, MS*	+	—	—	—	—	—	—	—	+		
20	Точки рос- та верху- шечных и пазушных почек	II-K	MS	0,6– 1,0	0,05	—	—	—	—	—	—	—	Развитие адвен- тивных побегов из каллуса	Байбурина и др., 1990; Байбурина, 1998
		II-K	MS	—	—	—	—	—	—	0,05– 0,08	—	—		
		II	½MS	0,3– 0,5	—	—	—	—	—	—	+	—	Мультипликация, образование корней	
0	Проростки гибридных семян	II+III	MS	0,3– 0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	Формирование побегов, мульти- пликация	Ветчини- кова и др., 1996
		IV	MS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Образование корней	

Окончание табл. 26

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
20	Почки, листья, сегменты ауксидиал-стов	II+III	MS	0,6–1,0	–	–	–	–	–	–	–	Формирование побегов, мультипликация	Ветчинникова, 1998
	Почки	IV	½MS	–	–	–	–	–	–	–	0,5	Образование корней	
При- вивки	Почки	II	WPM	0,5	–	–	–	–	–	–	–	–	Hodnebrog, 1998
5–10 10–20	Сегменты стебля с почками	II-K+ II+III	⅓LS	0,8	0,1	–	–	–	0,004	–	–	Формирование каллуса и побегов	Ewald et al., 2000
		IV	½B	–	–	–	–	–	0,05	–	0,1	Образование корней	
10–90	Точки роста вегетативных почек	II+III	MS	0,6–1,0	–	–	–	–	–	–	–	Формирование побегов, мультипликация	Ветчинникова, 2005
		IV	½MS	–	–	–	–	–	–	–	–	Образование корней	
		IV	½MS	–	–	–	–	–	–	–	0,5	Образование корней	
1 мес.	Листья растений, полученных <i>in vitro</i>	II-K+ II+III	WPM*	0–2,0	–	–	–	–	–	–	–	Формирование каллуса и побегов, образование корней	Концевая, Шевцова, 2012
		II-K+ II+III	WPM*	–	–	0–5,0	–	–	–	–	–	–	
		II-K+ II+III	WPM*	–	–	–	0,0005–1,0	–	–	–	–	–	

Примечание. Этапы клонального микроразмножения: II-K – формирования каллуса; II – дифференциации почек и побегов; III – мультипликации побегов; IV – образования корней *in vitro*.

Основная среда: MS – Murashige, Skoog, 1962; WPM – Woody Plan Medium, Lloyd, McCown, 1981; LS* – Linsmaier, Skoog, 1965, модифицированная (мод.) Chalupa, 1973; B – Boulay, 1979; MS* – MS, макросоли мод. Särkilähti, 1988; BTM – Chalupa, 1981a; WPM* – WPM, макросоли и витамины MS.

Регуляторы роста: БАП – 6-бензиламинопурин; К – кинетин; 3 – зеатин; ТДЗ – тидиазурон; 2,4-Д – 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота; НУК – α-нафтилуксусная кислота; ИУК – индоллил-3-уксусная кислота; ИМК – индоллил-3-масляная кислота.

В сводной таблице 26 приведены сравнительные данные, отражающие состав питательных сред и концентраций регуляторов роста, с помощью которых *in vitro* были получены растения-регенеранты карельской березы в разные годы. Согласно литературным данным, клональное микроразмножение карельской березы на первом этапе проходит большей частью через формирование каллусной культуры. Учитывая генетическую нестабильность «зрелого» каллуса карельской березы, Матчке с соавт. (Matschke et al., 1987b) индуцировали образование побегов из только появившегося каллуса, и в результате с использованием полутвердой (агаризованной) питательной среды получили коэффициент размножения растений, равный 1 : 10, а через жидкую культуру с постоянным перемешиванием – 1 : 20. Полученные растения-регенеранты росли быстрее и сразу ортотропно (в противоположность прививкам, у которых вертикальный рост обычно начинается не раньше следующего года).

Значительные успехи в разработке технологии клонального микроразмножения карельской березы, на наш взгляд, были достигнуты учеными Финляндии в конце 20-го века (Ruynänen, Ruynänen, 1986), поскольку им впервые удалось получить пазушные побеги из вегетативных тканей, исключая активные процессы каллусообразования (табл. 26).

В настоящее время работы по клонированию карельской березы *in vitro* ведутся в Республике Беларусь (Обуховская и др., 2011), на коммерческой основе – в Финляндии (Hagqvist, Mikkola, 2008). В России поддерживается ранее полученная культура в г. Воронеже (Машкина и др., 2011), активно пополняются коллекции *in vitro* клонов карельской березы разного происхождения в г. Петрозаводске (Ветчинникова, Кузнецова, 2009; Ветчинникова и др., 2011a; Ветчинникова, Титов, 2013). В полевых условиях созданы плантационные культуры клонов карельской березы, полученные *in vitro*, в Финляндии (например, в Пункахарью), в Республике Беларусь (Гомельская область), в России – в ботаническом саду г. Уфы (Путенихин, Фарукшина, 2009), в окрестностях г. Воронежа (Табакская и др., 2004) и г. Петрозаводска (Ветчинникова, 1998, 2011).

Таким образом, мировой и собственный опыт показывает, что из всех современных биотехнологий наиболее перспективным для сохранения и воспроизводства генофонда карельской березы и внедрения в практику лесного хозяйства является способ вегетативного размножения путем регенерации и клонирования пазушных побегов в культуре *in vitro*.

5.2.1. Основные этапы клонального микроразмножения вегетативных тканей карельской березы *in vitro*

В основе метода клонального микроразмножения лежит реализация потенциальной способности вегетативных клеток высших растений развиваться в целый организм (на основе тотипотентности). Как известно, каждая клетка обладает полной генетической информацией, необходимой для роста и развития целого организма. Это означает, что под воздействием определенных гормонов в соответствующих стерильных условиях культивирования *in vitro* из клеток изолированной меристематической (или образовательной) ткани можно вырастить большое количество генетически однородных растений. При этом коэффициент размножения может достигать 10^5 – 10^7 растений в год, что в несколько тысяч раз больше, чем при использовании обычных способов вегетативного размножения. Этот метод, кроме того, позволяет поддерживать морфо- и органо-генез круглогодично и сохранять *in vitro* изолированную культуру в течение нескольких десятилетий, обеспечивая создание коллекции клонов (или генетического банка). Важно, однако, иметь в виду, что клетки разных органов дерева или участка ткани, будучи равнотипотентными, тем не менее, неодинаково реализуют это свойство в культуре *in vitro*.

Процесс клонального микроразмножения состоит из ряда последовательных этапов (Катаева, Бутенко, 1983; Байбурина, 1998; Ветчинникова, 1998, 2004а, 2005), каждый из которых имеет свои особенности (рис. 120).

Первый этап включает отбор растений (например, карельской березы), вегетативные ткани которых предполагается использовать для размножения, и введение их в культуру *in vitro* (рис. 120, I). Сбор

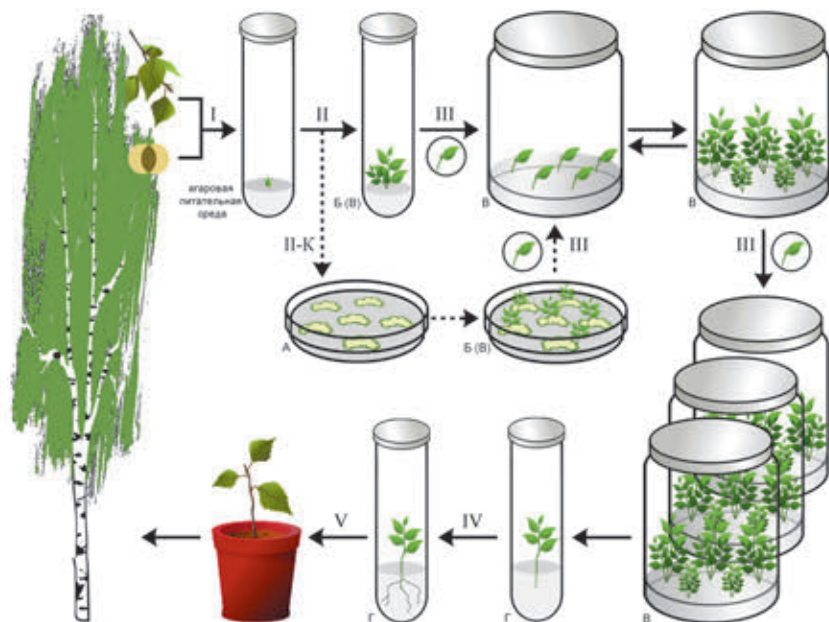


Рис. 120. Схема клонального микроразмножения карельской березы: отбор генотипов и получение стерильной меристемы и ее производных (I), инициация роста имеющихся меристем (II) или через каллусную культуру с последующей дедифференциацией адвентивных побегов (II-K), собственно размножение (мультипликация, копирование побегов) (III), корнеобразование (ризогенез) (IV), адаптация к нестерильным условиям среды (V). А–Г – разные типы питательных сред на разных этапах клонального микроразмножения

побегов в природных условиях, как правило, проводится в период вынужденного покоя растений (рис. 121, А, Б). После распускания вегетативных почек в лабораторных условиях (рис. 121, В) обычно предпочтение отдается тем из них, которые имеют ауксибласты (удлиненные побеги) (рис. 122, А). Однако у березы при раскрытии почек часто развиваются не только ауксибласты, но и брахибласты (укороченные побеги) (рис. 122, Б), а в урожайные годы – еще и женские соцветия (рис. 122, В). Для клонального микроразмножения карельской березы нами используется преимущественно апикальная (верхушечная) меристема вегетативных почек, представленная конусом нарастания с 2–3 примордиальными листьями.



Рис. 121. Побеги карельской березы, взятые для размножения (А), в состоянии вынужденного покоя (Б) и перед введением в культуру тканей (В). Здесь и на рис. 122 и 124: масштабная линейка – 1 см



Рис. 122. Разные варианты развития вегетативных почек березы в весенний период: ауксибласт (удлинённый побег) (А), брахибласт (укороченный побег) (Б) или женское соцветие с 1–2 листьями у его основания (В)

Известно, что среди всех растений древесные виды являются самыми трудными объектами для культуры *in vitro*, поскольку многие ткани и органы у них являются средой обитания различных микроорганизмов и/или грибов, что значительно затрудняет соблюдение

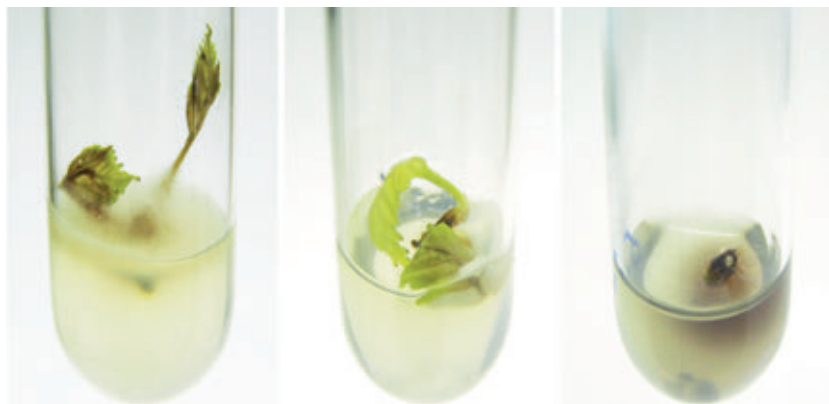


Рис. 123. Примеры культуры тканей, пораженной патогенной микрофлорой, подавляющей морфогенез

стерильности (Бутова, 1987; Ветчинникова, 1998, 2005). Поэтому определяющее значение на начальном этапе клонального микроразмножения имеет получение культуры, свободной от микрофлоры, находящейся на поверхности растительной ткани (с помощью различных антисептических и дезинфицирующих веществ), и получение меристемы и ее производных, сохраняющих морфогенетический потенциал, т. е. способность тканей к делению и дальнейшему развитию. При недостаточной стерилизации исходной ткани присутствующая на ней патогенная микрофлора активно развивается, подавляя рост и развитие образовательной ткани (рис. 123).

Поскольку растительные клетки, используемые для культуры *in vitro*, очень чувствительны к воздействию стерилизующих веществ, необходимо тщательно подходить к выбору антисептика, его концентрации и времени воздействия для каждого конкретного типа ткани с таким расчетом, чтобы дезинфицирующий раствор не замедлял процессы морфогенеза, ослабление которых приводит к омертвлению (или некрозу) образовательной ткани. Например, в качестве антисептика вегетативных почек карельской березы часто используются растворы 0,25–1 % гипохлорита натрия и 70 % этанола. Получение стерильной меристемы и ее производных у генотипов карельской березы в культуре *in vitro* занимает обычно от 3–4 недель до нескольких месяцев.

После стерилизации исходный растительный материал помещается в стерильные условия на поверхность питательной среды (табл. 27, рис. 124, А, В, Д), обеспечивающей морфо- и органогенез. Развитие присутствующей микрофлоры или появление некроза обнаруживается обычно спустя 5–10 дней после размещения сегментов на питательной среде.

У большинства деревьев образовательная ткань проявляет высокую регенерационную активность *in vitro* и, как правило, спустя две недели после введения формирует пазушные побеги (табл. 27). Почти все они сохраняют способность к морфогенезу в течение 30 дней и более (рис. 124). Заметим, что количество вегетативных почек, участвующих во введении в культуру, не влияет на проявление способности образовательной ткани отдельных генотипов к морфо- и органогенезу. Так, например, в 2013 г. для получения стерильной меристемы и ее производных у плюсовых деревьев 1Ан (ботанический заказник «Анисимовщина») и 81Н/2 (Заонежская плантация)

Таблица 27. Проявление способности вегетативных тканей плюсовых деревьев карельской березы к морфогенезу в условиях *in vitro*

Номер дерева	Число введен- ных поч- ек, шт.	Число почек, утративших жизнеспособность из-за				Число пасса- жей	Количество вновь образованных побегов, шт.
		некроза		микрофлоры			
		шт.	%	шт.	%		
Ботанический заказник «Анисимовщина»							
1Ан	3	2	67	0	0	11	24
2Ан	29	26	90	3	10	5	0
3Ан	3	3	100	0	0	1	0
5Ан	8	8	100	0	0	2	0
6Ан	24	18	75	1	4	10	25
7Ан	8	4	50	1	13	10	15
Заонежская плантация							
81Н/2	4	0	0	0	0	11	24
154/32	15	8	53	1	7	10	16
155/43	12	8	67	1	8	11	40
157/47	2	1	50	1	50	0	0
159/59	10	8	80	2	20	8	3
160/63	8	8	100	0	0	0	0
161/64	18	3	17	1	6	10	16
162/65	13	9	69	2	15	10	0

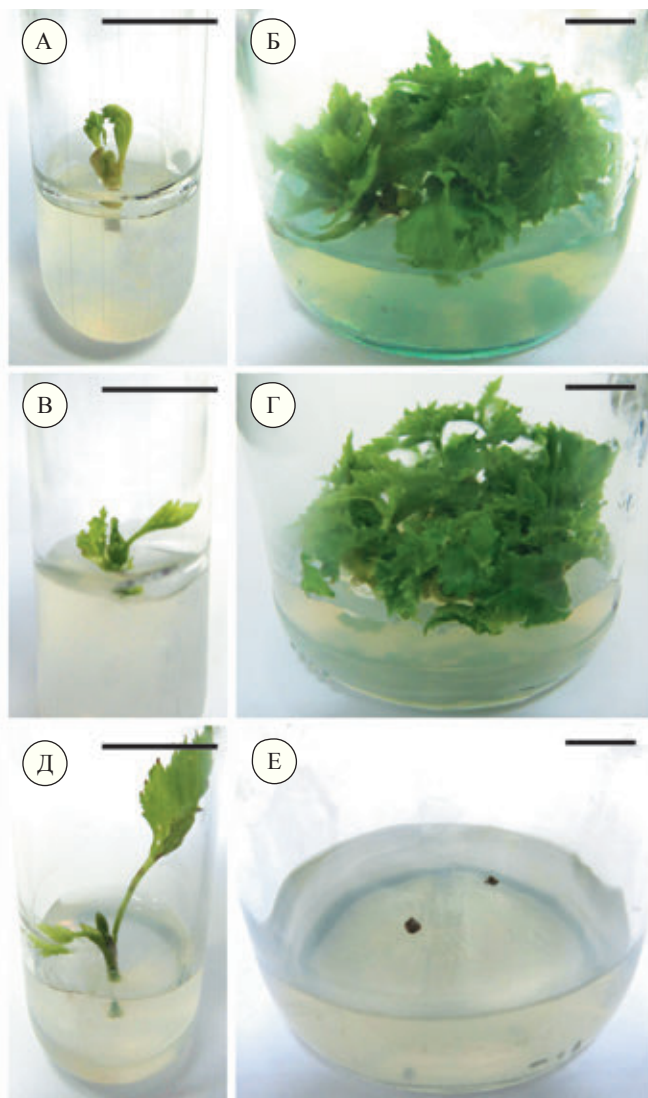


Рис. 124. Состояние клонов карельской березы 1Ан (А, Б) (из ботанического заказника «Анисимовщина», Медвежьегорский район, Республика Карелия), 81Н/2 (В, Г) и 162/65 (Д, Е) (из Заонежской плантации, Медвежьегорский район, Республика Карелия) после введения в культуру тканей (А, В, Д) и к 8-му пассиву (Б, Г, Е)

достаточно было одной или четырех вегетативных почек, соответственно (табл. 27; рис. 124, А–Г), чтобы спустя 11 пассажей получить по 24 побега в каждом клоне. Наиболее высокая регенерационная активность отмечена у генотипа 155/43 (Заонежская плантация), у которого *in vitro* сформировалось не менее 40 побегов, способных к росту, что значительно повышает коэффициент размножения данного клона. В то же время у клона 162/65 в первые две недели морфогенез проявлялся довольно активно (рис. 124, Д), но спустя 8 недель произошла постепенная некротизация побегов (рис. 124, Е).

Следующим этапом является образование новых побегов или собственно размножение (мультипликация или копирование) (рис. 120, III), которое осуществляется на питательной среде, обеспечивающей морфо- и органогенез. С этой целью вновь образуемые побеги разрезаются на сегменты, включающие стебель (длиной около 2–3 мм) и 1–2 листовые пластинки, и размещаются на поверхности полутвердой (агаризованной) питательной среды. При соответствующей температуре, освещении и других условиях на каждом отдельном сегменте *in vitro* образуются новые пазушные побеги в виде пучков, состоящих из 3–4 штук. Формирующиеся побеги постепенно удлиняются, после чего они вновь используются для мультипликации или многократного получения побегов *de novo*. Обычно для этого спустя 3–4 недели процесс повторяется, и снова на каждом сегменте образуются новые пазушные побеги. По мере нарастания биомассы и увеличения числа побегов, а также с целью сохранения жизнеспособности меристемы и ее способности к делению регулярно проводится субкультивирование, или пересадка тканей вновь образуемых побегов на свежую питательную среду. Этот процесс является обязательным, поскольку по мере роста и развития культуры происходит истощение питательной среды и/или ее высыхание.

В состав питательной среды обычно входят минеральные вещества, которые необходимы для нормального роста и развития растений. Обязательными компонентами являются азот, фосфор, сера, кальций, калий, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден и бор. Из них первые шесть требуются в сравнительно большом

количестве, остальные – в значительно меньшем. Подавляющая часть растительных клеток способна синтезировать важнейшие витамины, но, очевидно, в недостаточных количествах, поэтому они также входят в состав питательной среды. Важную роль для роста и развития культуры тканей играют витамины группы В и инозит. Оптимально подобранный состав питательной среды (табл. 26) способствует формированию пазушных побегов и их удлинению, о чем может свидетельствовать активное функционирование проводящей системы и формирование листовых пластинок.

Установлено, что *in vitro* изолированные сегменты тканей и формирующиеся побеги, даже содержащие хлорофилл, не являются автотрофами в общепринятом смысле, так как характеризуются преимущественно миксотрофным типом питания. Экспериментально доказано, что для большинства растений лучшим источником углерода является сахароза в концентрации от 2 до 5 %. При этом в питательную среду, как правило, добавляется агар, который в воде образует гелеобразную среду и поддерживает побеги на поверхности (ткань, погруженная в жидкость, может погибнуть от недостатка кислорода). Кислотность среды устанавливается обычно в пределах 5,6–5,8 рН для того, чтобы сохранить гелеобразующие свойства агара и обеспечить поступление веществ в растущую ткань.

Способность растений к размножению, как известно, генетически обусловлена, поэтому степень ее реализации у разных генотипов в культуре изолированных тканей и органов не являются одинаковой. Время, необходимое для процесса морфогенеза и восстановления целого организма растений березы в культуре *in vitro*, зависит от типа исходной ткани (Srivastava et al., 1985) и ее физиологического состояния, возраста исходного дерева (McCown, Amos, 1979; Saito, Ide, 1985a), видовых (Jansson, Welander, 1990) и индивидуальных особенностей организма (Welander, 1993), а также от условий культивирования (температура, интенсивность освещения, фотопериод, относительная влажность воздуха).

Важный этап процесса клонального микроразмножения – это индукция корней (ризогенез) (рис. 120, IV). При органогенезе *in vitro* образование побегов и корней происходит последовательно, и для их формирования необходимы разные по составу питательные сре-

ды. На этом этапе отбираются побеги размером 1,5–3 см с хорошо развитыми листовыми пластинками, которые переносят на другую питательную среду, а спустя 10–15 дней у них наблюдается корнеобразование (рис. 125, А). Корнеобразование у побегов *in vitro* обычно составляет от 80 до 100 %. Ризогенез можно усиливать путем снижения концентрации макроэлементов в среде и добавления фитогормона ауксина (индолил-3-масляной кислоты в концентрации 0,1–0,5 мг/л) (табл. 26). Такой подход согласуется с данными и других авторов (Chalupa, 1981a; Ryynänen, Ryynänen, 1986; Welandер, 1988; Perez, Postigo, 1989; Jansson, Welandер, 1990).

Однако бывают случаи, когда растения-регенеранты, не сформировавшие корни *in vitro*, тем не менее, сохраняют свою жизнеспособность после высадки в почву. Такие данные были получены и

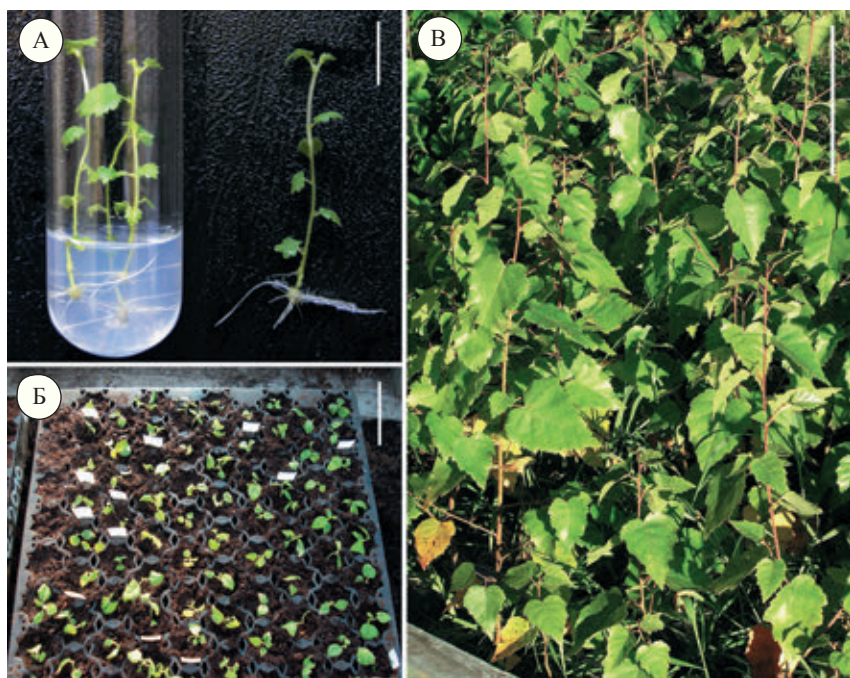


Рис. 125. Растения-регенеранты карельской березы, полученные *in vitro* (А), высаженные в кассеты Plantek-F (Б) и спустя 3 месяца (В) (масштабная линейка А – 1 см; Б, В – 10 см)

другими авторами (McCown, McCown, 1987). Причем рост и развитие корневой системы, по данным Веландер (Welander, 1995), в значительной степени зависит от температуры почвы.

Пересадка растений-регенерантов (или растений, полученных в культуре тканей) в субстрат и их адаптация к нестерильным условиям среды является ответственным этапом, завершающим процесс клонального микроразмножения (рис. 120, V). Адаптация растений-регенерантов карельской березы (особенно в первые две недели) и их последующее доращивание проводятся в условиях закрытой корневой системы в теплицах. Для этого укорененные в стерильных условиях побеги (рис. 125, А) переносятся, например, в кассеты Plantek-F (рис. 125, Б, В), заполненные торфом. При этом важно учитывать сроки посадки растений и условия культивирования, при которых их потери будут минимальными. Весной следующего года растения пересаживаются из кассет в полиэтиленовые вазоны (для доращивания) или в полевые условия.

Внешне растения-регенеранты перед высадкой в кассеты напоминают всходы, полученные из семян, но отличаются отсутствием округлых семядольных листьев с ровным краем. У них все листья имеют зубчатый край, по форме и расположению на стебле сходны с таковыми взрослого растения (рис. 125, А).

Важное значение в период адаптации растений, полученных в культуре тканей, имеет влажность воздуха (Jokinen et al., 1991; Ветчинникова, 2005), особенно в первые две недели после перенесения растений в почву. Если при снижении влажности воздуха меньше 90 % испарение воды листьями не будет компенсировано поглощением воды корнями, то водообмен нарушится и растения могут погибнуть.

Таким образом, показано, что вегетативные ткани, полученные из растений, находящихся в генеративной и постгенеративной (синильной) фазах развития, способны к морфо- и органогенезу *in vitro*, хотя клетки разных органов дерева или участка ткани реализуют ее неодинаково. Важными факторами, влияющими на реализацию этой способности, выступают физиологическое состояние исходной ткани, ее происхождение, а также состав питательной среды. При этом если субкультивирование побегов не обеспечивается вове-

мя, то культура *in vitro* может погибнуть. В целом процесс переноса растений на свежую среду продолжается многократно, может поддерживаться не один год и зависит от потребности в числе клонов и объеме посадочного материала.

5.2.2. Влияние цитокинина на морфо- и органогенез меристемы в культуре тканей

Для сохранения и размножения карельской березы, как было показано выше, необходимо использовать наряду с традиционными новые биотехнологии, такие как, например, клональное микро-размножение, в основе которого лежит регулирование морфогенеза с помощью экзогенных фитогормонов (регуляторов роста). Среди последних очень важная роль принадлежит цитокининам, которые обладают широким спектром действия на жизнедеятельность растения, но степень и характер их влияния во многом зависят от действующей концентрации (Haberer, Kieber, 2002; Staden et al., 2008; Романов, 2009). В физиологически оптимальных концентрациях цитокинины снимают апикальное доминирование, индуцируют развитие пазушных почек и стимулируют деление клеток (Катаева, Бутенко, 1983), положительно влияют на развитие апикальных меристем и рост побега, но подавляют рост корня (Романов, 2009), участвуют в биосинтезе пигментов (Полевой, 1989; Кулаева, Кузнецов, 2004; Романов, 2009). В высоких концентрациях цитокинины проявляют ростингибирующее действие (Кулаева, Кузнецов, 2004; Романов, 2009), могут вызывать опадение листьев (Haberer, Kieber, 2002; Кулаева, Кузнецов, 2004; Романов, 2009). При этом для проявления действия цитокининов во многих случаях необходим азот, основным источником которого в клетках растений в период их роста и развития являются аминокислоты.

Исходя из сказанного, нами было уделено особое внимание изучению влияния цитокинина, как одного из главных компонентов питательной среды гормональной природы, на рост и развитие меристемы и ее производных, а также на состав и содержание свободных аминокислот и липидов в побегах карельской березы, сформированных *in vitro*.

Объектом исследования служили побеги (исходный размер стебля около 5 мм с 1–2 листьями) пяти клонов карельской березы, полученные из апикальной меристемы и ее производных в условиях *in vitro*.

Исследования показали, что внесение в питательную среду цитокинина (в форме 6-бензиламинопурина – БАП) стимулирует рост побегов и накопление биомассы вновь образованных листовых пластинок

у всех клонов карельской березы *in vitro*, степень которого зависела от концентрации гормона (рис. 126). Так, даже при использовании наименьшей из изученных концентраций БАП (0,05 мг/л) уже наблюдалось увеличение массы зеленых побегов почти в 2 раза. Максимальные ее значения отмечены при применении концентрации 0,2 мг/л. Дальнейшее увеличение концентрации БАП (0,4 мг/л) сопровождалось снижением активности ростовых процессов. Надо заметить, что применение концентрации 0,2 мг/л в наибольшей степени способствовало образованию каллуса, масса которого достигла 36 % от общей биомассы. Очевидно, основной причиной этого явилось стимулирующее влияние БАП на процессы деления клеток, в том числе и каллусных (Staden et al., 2008). Интересно, что в варианте опыта без внесения БАП (контроль) отмечено явно выраженное ингибирование не только роста и развития побегов, но и процесса каллусообразования. С другой стороны, отсутствие БАП в среде заметно стимулировало образование и рост корней: спустя две недели их длина увеличилась вдвое и достигла почти 5 см.

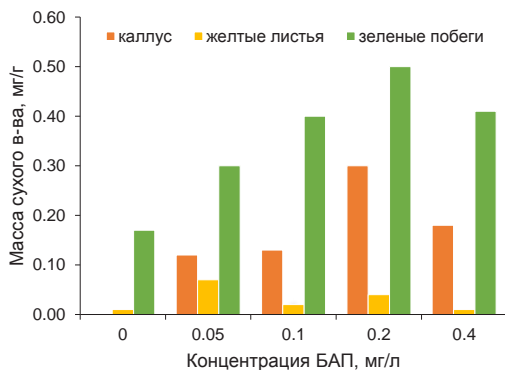


Рис. 126. Влияние цитокинина (БАП) на накопление биомассы каллуса, желтых листьев и зеленых побегов в условиях *in vitro*. Здесь и на рис. 127–128: культивирование в течение 30 суток при температуре $25 \pm 2^\circ\text{C}$, 16-часовом фотопериоде и искусственном освещении 4,5 клк

В процессе культивирования растений происходило постепенное старение листьев, которое сопровождалось их депигментацией и появлением желтой окраски, очевидно связанной с распадом хлорофилла. Наиболее выраженным этот процесс оказался при использовании БАП в концентрации 0,05 мг/л, когда масса пожелтевших листьев составляла примерно 15 % от их общей массы. При применении БАП в концентрации 0,4 мг/л процесс старения листьев тормозился. Вероятно, это происходило благодаря способности цитокининов стимулировать процессы биосинтеза РНК и белка (Кулаева, 1982) и/или за счет образования новых тилакоидов гран и стромы хлоропластов (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Не исключено также, что под влиянием гормона происходило усиление аттрагирующей способности листьев и поддержание общей способности клеток к синтетической деятельности (Полевой, 1982).

Вместе с тем опыты показали, что два из пяти изученных генотипов карельской березы вовсе не проявили признаков старения и оставались зелеными на протяжении всего опыта. Вероятно, это связано с индивидуальными особенностями конкретных генотипов и спецификой клеточных систем к восприятию сигнала и их способностью реагировать на цитокинин изменением экспрессии генов (Романов, 2009). Последнее расширяет возможности для управления процессами морфо- и органогенеза при клональном микроразмножении ценных генотипов.

Как оказалось, внесение БАП в питательную среду существенно влияет не только на рост и развитие побегов карельской березы *in vitro*, но и на аминокислотный состав (рис. 127). Так, если в контроле содержание свободных аминокислот в тканях побегов было минимальным, то внесение БАП вызвало существенное возрастание концентрации глутамина (более чем в 10 раз относительно контроля) и аргинина (почти в 5 раз). Однако несмотря на общую тенденцию к увеличению содержания свободных аминокислот при повышении концентрации БАП, при максимальных его значениях (0,4 мг/л) содержание глутамина и аргинина сокращалось почти до уровня контроля. Возможно, при избыточной концентрации БАП происходит активизация биосинтеза этилена (Полевой, 1989), который может ингибировать действие цитокининов, снижая аттрагирующую способность растущих побегов, что сказывается на усвоении ими азота.

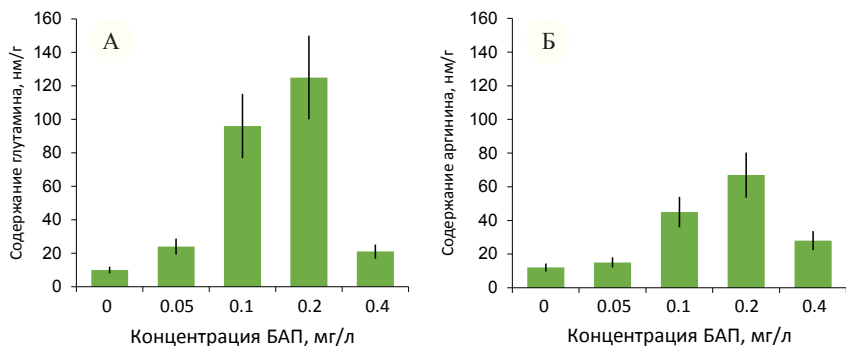


Рис. 127. Влияние цитокинина (БАП) на изменение содержания свободных аминокислот: глутамина (А) и аргинина (Б) в побегах карельской березы в условиях *in vitro*

Исследования показали, что в побегах карельской березы, сформированных *in vitro*, преобладающей аминокислотой является цитруллин: его количество составило около 75 % от общего содержания свободных аминокислот (независимо от концентрации внесенного в питательную среду БАП). Цитруллин относится к важным формам транспорта азота в растениях (Либберт, 1976), из которого через орнитинный цикл путем связывания аммонийных солей и превращения их в органические азотистые соединения образуется аргинин.

В ходе морфо- и органогенеза происходит активизация многих биохимических процессов, в том числе связанных с липидным обменом, поскольку липиды являются структурной основой мембран, а также служат важным источником энергии. В нашем случае анализ жирных кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов показал, что в побегах карельской березы, полученных *in vitro*, находится 6–7 жирных кислот с числом углеродных атомов от 16 до 20, как насыщенных, так и ненасыщенных, но относительное содержание каждой из них разнилось. Доминирующей среди насыщенных жирных кислот во всех изученных фракциях была пальмитиновая $C_{16:0}$ кислота (от 30 до 53 %), а среди ненасыщенных – олеиновая $C_{18:1}$ (от 15 до 30 %). Олеиновая жирная кислота выполняет обычно субстратную и/или энергетическую роль, а также участвует в синтезе веществ, обеспечивающих рост тканей.

При выращивании (в течение 30 сут) побегов карельской березы *in vitro* жирнокислотный состав и содержание жирных кислот в липидах изменялись в зависимости от концентрации БАП и фракции липидов (нейтральные, глико- или фосфолипиды). В частности, наиболее заметные изменения в составе жирных кислот под влиянием БАП происходили во фракции гликолипидов, играющих важную роль в процессе фотосинтеза. С увеличением концентрации БАП в гликолипидах возрастала доля основных ненасыщенных жирных кислот – линолевой $C_{18:2}$ и линоленовой $C_{18:3}$ (в 1,7 и 1,9 раза, соответственно) (рис. 128). Подобное повышение содержания линолевой и линоленовой кислот может рассматриваться как проявление адаптивных реакций организма на уровне липидного обмена, ведущее не только к активизации морфогенеза, но и к усилению фотосинтетической деятельности, которая слабо выражена у побегов *in vitro* вследствие их миксотрофности. В многочисленных работах показано, что ведущая роль в развитии неспецифических реакций в ответ на действие различных неблагоприятных факторов среды принадлежит модификации состава мембран и мембранных липидов в сторону преобладания именно ненасыщенных жирных кислот (Lyons, 1973; Родионов, 1983; Чиркова, 1997; Лось, 2005). Развитие растительной ткани *in vitro* в этом отношении практически не изучено.

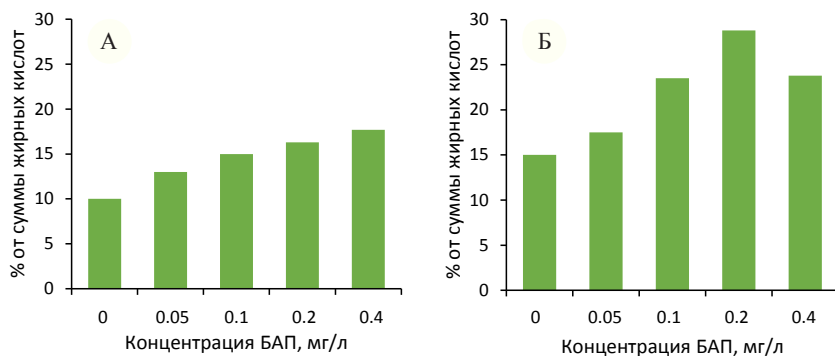


Рис. 128. Влияние цитокинина (БАП) на изменение содержания линолевой (А) и линоленовой (Б) жирных кислот в побегах карельской березы в условиях *in vitro*

Таким образом, в результате проведенных исследований показано положительное влияние цитокинина на рост и морфогенез апикальной меристемы карельской березы и ее производных в культуре *in vitro*, включающее усиление процессов формирования не только листового аппарата, но и каллусной ткани. Использование низких концентраций гормона препятствует процессу каллусообразования или, по крайней мере, значительно снижает скорость его формирования. Это является важным моментом, поскольку тем самым практически исключается возможность появления хромосомных нарушений и aberrаций, приводящих к соматической изменчивости ткани исходного генотипа. Увеличение концентрации цитокинина в питательной среде стимулирует синтез свободных аминокислот, но при его избытке подавляет усвоение азота растущими побегами. В целом изучение регенерационной активности тканей карельской березы *in vitro* показало, что направленность процессов морфо- и органогенеза зависит как от индивидуальных особенностей конкретного генотипа, так и в значительной степени от концентрации цитокинина. В процессе формирования побегов карельской березы *in vitro* увеличение концентрации данного гормона (до определенных пределов) усиливает его стимулирующее влияние на синтез основных ненасыщенных жирных кислот (преимущественно в составе гликолипидов), способствуя тем самым фотосинтетической деятельности.

5.2.3. Создание коллекции клонов *in vitro*

Исследования по биотехнологии древесных растений начаты в Институте леса Карельского научного центра Российской академии наук в конце 80-х годов. В 1992–1993 гг. были проведены первые опытно-производственные испытания по выращиванию карельской березы, полученной путем клонального микроразмножения, в условиях теплицы. В 1996 г. одна из разработок получила патент РФ на изобретение (Ветчинникова и др., 1996). После некоторого перерыва в 2004 г. работы по клональному микроразмножению были возобновлены.

В начальный период изучения потенциальных способностей отдельных органов и тканей карельской березы к морфогенезу и регенерации *in vitro* в качестве объекта исследований использовались

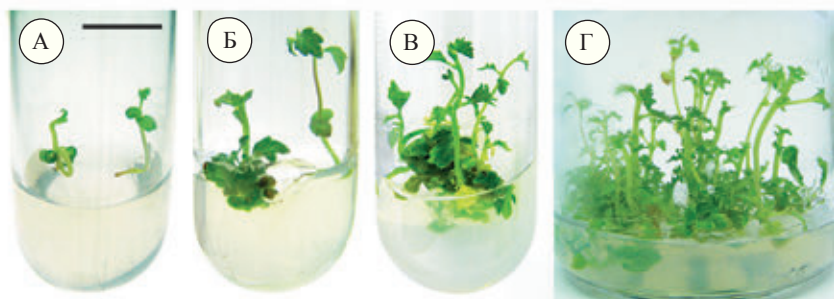


Рис. 129. Клонирование побегов карельской березы семенного происхождения: спустя одну (А) и три (Б) недели, два (В) и три (Г) месяца с момента введения *in vitro* (масштабная линейка – 1 см)

семена (рис. 129), так как для тканей проростков характерна высокая меристематическая активность (т. е. способность к делению) и высокий коэффициент размножения. Кроме того, формирование побегов из меристемы проростков происходит обычно без формирования каллуса (что часто сопровождается соматональной изменчивостью в результате появления в клетках каллуса генетических изменений). Важно и то, что использование меристемы проростков позволяет сохранить не только генотипы конкретных деревьев, но и генетическое разнообразие отдельных популяций.

Помимо сказанного, нами учитывались результаты собственных исследований и литературные данные о том, что наибольшее число (80–90 %) потомков с узорчатой древесиной появляется из семян, полученных в результате контролируемого опыления (см. гл. 5.1.1), причем некоторые из них обладают даже более сильным фенотипическим проявлением этого признака. Поэтому для клонального микроразмножения мы использовали семена, полученные исключительно в результате контролируемого опыления лучших деревьев между собой.

Контролируемое опыление плюсовых деревьев карельской березы (табл. 28–29) проводили в 2003 г. на привитых растениях, представленных на участке архива клонов Петрозаводской лесосеменной плантации. Полученные семена вводили в культуру тканей весной следующего года. В течение нескольких лет коллекция *in vitro* включала около 90 клонов карельской березы семенного происхождения. К настоящему времени большая часть из них вы-

сажена в полевые условия. В культуре тканей сохранили 10 клонов, представляющих преимущественно генофонд ботанических заказников «Каккоровский» и «Анисимовщина» (табл. 28–29). Эти клоны поддерживаются в культуре тканей уже в течение 10 лет и находятся в хорошем состоянии. Ниже приведено их краткое описание.

Таблица 28. Происхождение клонов карельской березы *in vitro*, полученных из семян от контролируемого опыления, проведенного в 2003 г. (Петрозаводская лесосеменная плантация, Республика Карелия)

№ клона <i>in vitro</i>	Номера деревьев, участвующих в скрещивании		Характеристика семян		
	♀	♂	Общий вес, г	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %
3С-4	102	80	126,3	18	27
4С-8					
14-1	108	106	14,3	24	34
19В-3	79	108	65,4	24	27
19В-2					
19В-6					
25В-2	80	79+102	58,7	3	21
25В-5					
30Б-1	101	74+79	–	49	62
30А	101	74+79+104	56,5	40	47

Примечание. Для получения клонов 30Б-1 и 30А использовалась смесь пыльцы.

Таблица 29. Характеристика деревьев карельской березы, участвующих в контролируемом опылении 2003 г.

№ дерева	Форма роста	Высота, м	Диаметр, см	Тип поверхности ствола	Место произрастания
74	–	–	–	–	Плюсовое насаждение карельской березы, Заонежье
79	в/ств	10,0	18,0	м/буг	«Анисимовщина»*
101	в/ств	8,0	12,0	м/буг	Петрозаводская лесосеменная плантация
102	к/ств	9,0	14,0	ш/ут	«Анисимовщина»*
106	к/ств	8,5	19,0	м/буг+ш/ут	«Каккоровский»*
108	в/ств	9,5	15,0	м/буг	«Каккоровский»*

Примечание. * – ботанический заказник.

Форма роста: в/ств – высокоствольная; к/ств – короткоствольная.

Тип поверхности ствола: м/буг – мелкобугорчатый; ш/ут – шаровидноутолщенный.

Клоны 3С-4 и 4С-8 – семенное потомство, полученное в результате контролируемого опыления деревьев карельской березы высокоствольной формы роста, представляющее генофонд ботанического заказника «Анисимовщина» (табл. 28–29). Тип поверхности ствола у родительских деревьев – шаровидноутолщенный (♀) и мелкобугорчатый (♂).

Клон 14-1 получен в результате контролируемого опыления деревьев карельской березы, имеющих соответственно высокоствольную (♀) и короткоствольную (♂) форму роста с мелкобугорчатым и шаровидноутолщенным типом поверхности ствола. Родительские деревья произрастали в ботаническом заказнике «Каккоровский» (табл. 28–29).

Клоны 19Б-3, 19В-2, 19В-6 представляют семенное потомство растений карельской березы, родительские деревья которых находились в ботанических заказниках «Каккоровский» (♀) и «Анисимовщина» (♂). Они характеризовались высокоствольной формой роста и мелкобугорчатым типом поверхности ствола (табл. 28–29).

Клоны 25В-2 и 25В-5 – семенное потомство деревьев, представляющих генофонд ботанического заказника «Анисимовщина». Родительские деревья имели высокоствольную форму роста, мелкобугорчатый (♀♂) и шаровидноутолщенный (♂) типы поверхности ствола (табл. 28–29).

Клоны 30Б-1, 30А получены в результате контролируемого опыления карельской березы высокоствольной формы роста с мелкобугорчатым типом поверхности ствола (♀) смесью пыльцы, полученной от деревьев (♂), представляющих заонежский генофонд плюсового насаждения (уже утраченный в результате незаконной рубки) и ботанического заказника «Анисимовщина» (♂) (табл. 28–29).

Необходимость в сохранении и размножении уникальных форм карельской березы, достигших возраста 15–20 лет и старше (когда проявляются все ее ценные признаки), способствовала развитию работ, направленных на разработку и совершенствование способов искусственного вегетативного размножения. В связи с этим с 2007 г. для воспроизводства ресурсов карельской березы нами с помощью

современных биотехнологий коллекция клонов *in vitro* формируется только за счет использования вегетативных тканей. К настоящему времени она включает 61 генотип различных представителей рода *Betula*, 43 из которых – карельская береза разного происхождения (табл. 30). Ниже представлены некоторые из них.

Таблица 30. Состав коллекции клонов карельской березы в культуре тканей, сформированной в Институте леса КарНЦ РАН к 2013 г.

Страна произрастания исходных деревьев	Год введения <i>in vitro</i>	Количество клонов и их происхождение	
		вегетативное	семенное
Россия (Карелия)	2004, 2007, 2009–2013	18	10
Белоруссия	2013	6	–
Дания	2009, 2013	3	–
Финляндия	2006	–	2
Швеция	2010	4	–
Всего		31	12

Клон 154/32 (рис. 130, А, Б) соответствует генотипу плюсового дерева, произрастающего на Заонежской лесосеменной плантации. Возраст 33 года. Высота 12 м, диаметр 25 см. Имеет высокоствольную форму роста и мелкобугорчатый тип поверхности ствола.

Клон 155/43 (рис. 130, В, Г) соответствует генотипу плюсового дерева, произрастающего на Заонежской лесосеменной плантации. Возраст 33 года. Высота 8 м, диаметр 17 см. Имеет короткоствольную форму роста и шаровидноутолщенный тип поверхности ствола.

Клон 161/64 соответствует генотипу плюсового дерева, произрастающего на Заонежской лесосеменной плантации. Возраст 33 года. Высота 10 м, диаметр 15 см. Имеет высокоствольную форму роста и мелкобугорчатый тип поверхности ствола.

Клон 101П (рис. 130, Д, Е) соответствует генотипу дерева карельской березы с ярко выраженными признаками узорчатой текстуры древесины. Место произрастания – Петрозаводская лесосеменная плантация, Заозерье. Форма роста высокоствольная, тип поверхности ствола мелкобугорчатый. Узорчатая текстура по всему стволу. Возраст 12–15 лет. Высота 8 м, диаметр ствола – 12 см. В 2008 г. оно подверглось незаконной рубке.

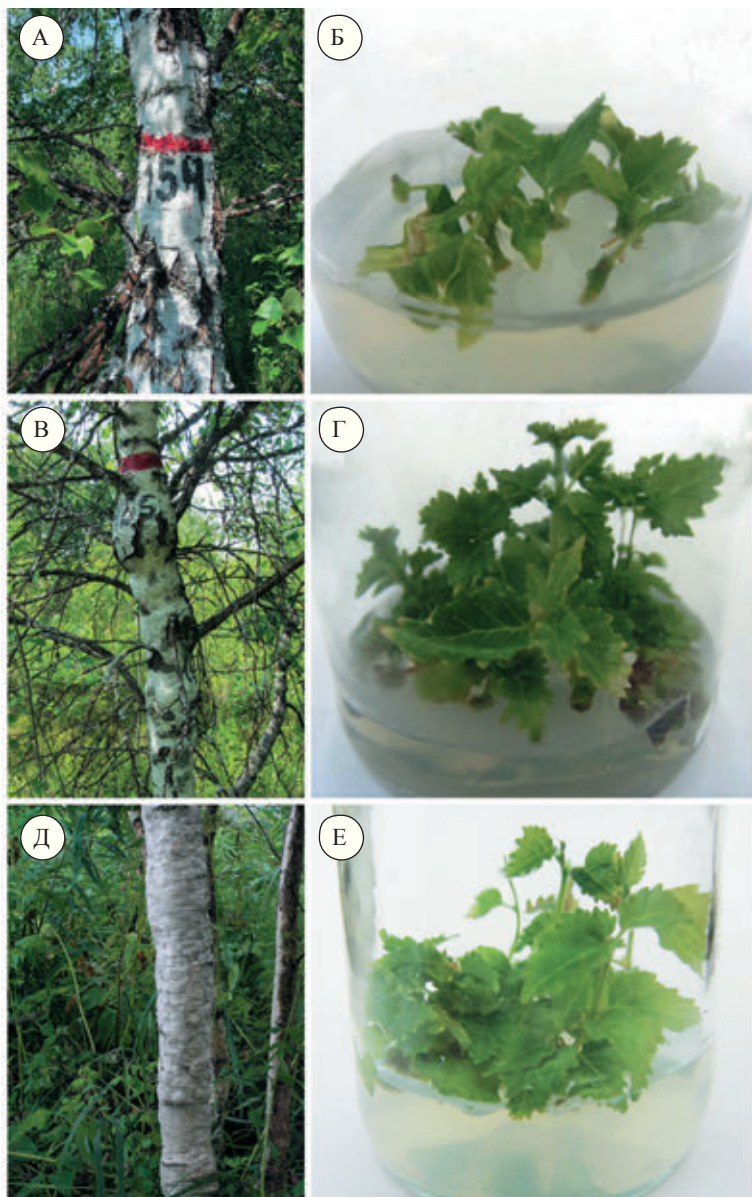


Рис. 130. Плюсовые деревья карельской березы 154/32 (А, Б), 155/43 (В, Г) и 101П (Д, Е) в природных условиях (А, В, Д) и в культуре тканей (Б, Г, Е)

Клон 6П соответствует генотипу плюсового дерева карельской березы № 6, характеризующегося ярко выраженными признаками узорчатой текстуры древесины. Представляет генофонд Заонежской популяции. Материнское растение в качестве плюсового было отобрано в естественной популяции на территории ботанического заказника «Анисимовщина» в 1992 г. В возрасте 40 лет оно имело высоту 11 м, диаметр на высоте 1,3 м от основания ствола – 16 см, у корневой шейки – 18 см. Форма роста – высокоствольная, тип поверхности ствола – мелкобугорчатый с наличием крупной бугорчатости.

Клон 108П – соответствует генотипу плюсового дерева карельской березы № 108, имеющего узорчатую текстуру древесины. Представляет генофонд южной части прионежской популяции. Материнское растение в качестве плюсового было отобрано в искусственно созданном насаждении на территории ботанического заказника «Каккоровский» в 1986 г. В возрасте 25 лет имело высоту 9,5 м, диаметр на высоте 1,3 м от основания ствола – 15 см. Форма роста – высокоствольная, тип поверхности ствола – мелкобугорчатый.

Следует подчеркнуть, что одним из важных достижений современной биотехнологии является возможность создания коллекции клонов в условиях культуры *in vitro* для сохранения и воспроизводства генотипов редких видов древесных растений, которые обычно трудно размножаются вегетативным способом. Это связано с тем, что в культуре *in vitro* выращивание растительного материала обычно проводится круглогодично. А согласно ранее полученным данным, способность тканей карельской березы к размножению не остается неизменной. Так, в весенне-летние месяцы (март – август) наблюдается усиленный рост и мультимпликация побегов, в то время как в осенне-зимний период (сентябрь – февраль) коэффициент размножения снижается. Это свидетельствует о том, что годичный ритм развития растений в культуре тканей в определенной степени соответствует фазам их развития в природе: активный морфогенез в весенний период и в течение вегетации, а в дальнейшем, к осени, – замедление процессов роста и развития. Но период покоя в культуре тканей отсутствует.

Обычно коллекция клонов, созданная *in vitro*, культивируется при температуре 25 ± 2 °C, 16-часовом фотопериоде с дополнительным искусственным освещением (~4,5 клк). С целью ее «консервации» можно использовать вегетационную холодильную камеру, в которой при температуре воздуха от +5 до +15 °C активность побегообразования и рост побегов резко снижаются. По завершению консервации активность морфо- и органогенеза у клонов быстро восстанавливается.

Таким образом, метод клонального микроразмножения позволяет поддерживать морфо- и органогенез круглогодично и сохранять *in vitro* изолированную культуру в течение нескольких десятилетий, обеспечивая создание коллекции клонов (или генетического банка). Работы по субкультивированию побегов ведутся систематически, частично они используются для дальнейшего клонирования или постановки различных экспериментов, направленных в том числе на совершенствование самой технологии клонального микроразмножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия во многих странах и регионах заметно обострилась проблема сохранения и восстановления генофонда редких и исчезающих видов растений. В их ряду особое место занимает карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, отличительной чертой которой является уникальная узорчатая древесина, которая передается по наследству. В соответствии с системой Международного союза охраны природы (МСОП) она отнесена к категории 2EN, т. е. к числу исчезающих, находящихся в опасном состоянии видов (Красная книга Республики Карелия, 2007), и включена в перечень видов деревьев и кустарников, заготовка древесины которых запрещена (приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 05.12.2011 № 513). В связи с особой уникальностью, ограниченностью запасов и мест произрастания карельская береза высоко ценится на мировом рынке и в отличие от других древесных растений даже продается не в кубических метрах, а на вес в килограммах.

Карельская береза является аборигенным видом, представленным в настоящее время исключительно на территории северо-западной Европы. Но найти ее в местах естественного произрастания и особенно в лесу нелегко: по форме роста, белому цвету коры, морфологическим признакам побегов и органам генеративной сферы она сходна с березой повислой (*Betula pendula* Roth), разновидностью которой и является. Кроме того, карельская береза характеризуется многообразием древовидных форм, главные различия между которыми наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола. Причем это разнообразие проявляется независимо от местообитания, т. е. не только в разных условиях, но и в сходных. Тем не менее о наличии узорчатой текстуры в древесине вполне можно судить по некоторым косвенным признакам, к которым, например, относятся

утолщения или выпуклости, визуально различимые на поверхности ствола. Более того, по типу поверхности ствола можно даже ориентировочно определить плотность рисунка в древесине карельской березы. Так, ребристый тип поверхности ствола, как правило, свидетельствует лишь о едва заметной извилистости волокон древесины, шаровидноутолщенный – о наличии явно выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или о его полном отсутствии в «перехватах». Наиболее равномерное расположение узорчатой древесины наблюдается обычно у мелкобугорчатого типа поверхности ствола. По форме роста карельской березы можно судить о ее общих запасах, поскольку узорчатая текстура формируется только в древесине ствола и обычно не распространяется на древесину ветвей. Однако визуальное образование узорчатой древесины обнаруживается не сразу, а, как правило, лишь спустя 8–10 лет с начала развития растений.

Необходимо отметить, что карельская береза, обладающая столь выраженным своеобразием, стала объектом повышенного внимания исследователей и работников лесного хозяйства только начиная с первой половины 20-го века. В истории ее изучения и воспроизводства в Карелии в рамках последнего столетия условно можно выделить три периода.

Первый из них (довоенный, советский) был связан главным образом с выявлением мест произрастания карельской березы и созданием первых опытных участков и лесных культур с целью изучения возможности ее размножения семенами.

Второй период (послевоенный, советский) характеризуется активными селекционно-генетическими исследованиями, направленными на изучение биологических особенностей карельской березы и увеличение доли узорчатых форм в потомстве. Огромные усилия в этот период были направлены на создание лесных культур: к 1986 г. их общая площадь составляла более 5 тыс. га. Вегетативное и семенное потомство плюсовых (лучших) деревьев карельской березы выращивалось на лесосеменных плантациях (42,1 га), из них на площади 0,4 га был создан архив клонов плюсовых деревьев, 137 деревьев карельской березы были зарегистрированы официально как плюсовые, 2,1 га – как плюсовое насаж-

дение. Также официальный статус получили четыре ботанических заказника карельской березы. Основные работы по выращиванию карельской березы проводились преимущественно в южной части Карелии, на базе Заонежского, Петрозаводского, Ладвинского и Спасогубского лесхозов.

Главной отличительной чертой третьего периода (постсоветского) является резкое сокращение ресурсов карельской березы. Так, если в 50-е годы в естественных условиях в Республике Карелия произрастало примерно 4 тыс. деревьев карельской березы, в 80-е годы их количество составило около 6 тыс. (в основном за счет проявления признаков у деревьев после проведения санитарных рубок в насаждениях), то к 2013 г. – снизилось более чем на две трети. В отдельных районах она исчезла совсем или ее численность значительно сократилась. В 90-е годы резко возрос объем незаконных рубок, в результате чего даже в некоторых заказниках карельская береза оказалась на грани полного исчезновения, а часть культур, созданных в 70–80-е годы, из-за отсутствия средств на проведение регулярных уходов по запасам древесины и ее кондиции – на среднем или низком уровне. Таким образом, к началу 21-го века карельская береза оказалась под угрозой исчезновения, и проблема сохранения и восстановления ее генофонда в Республике Карелия приобрела особую остроту, требуя принятия срочных мер для ее решения. Дополнительным фактором, усугубляющим ситуацию, является то, что так же, как и на всем протяжении ареала, естественное возобновление карельской березы здесь осуществляется крайне слабо.

Однако несмотря на столь значительное сокращение численности, карельские природные популяции карельской березы по-прежнему остаются наиболее крупными в России (около 2 тыс. деревьев). Помимо Республики Карелия эта береза в небольших количествах встречается на территории ряда стран Северной, Восточной и местами Центральной Европы. Как отмечалось, лесов она не образует, произрастает одиночно или небольшими группами, как правило изолированными друг от друга. Поэтому ареал карельской березы носит фрагментированный характер, а численность ее популяций находится на критическом уровне. В соответствии с обычным для нее типом размножения карельская береза относится к перекрестно-

опыляемым анемофильным растениям, что теоретически могло бы привести к увеличению генетического разнообразия в ее популяциях, а также к расширению занимаемых ими территорий. Но результаты исследований не подтверждают этого.

Как показывает анализ, при свободном опылении у карельской березы вероятность появления в потомстве особей с узорчатой древесиной невелика и может составлять всего 2–3 %, в лучшем случае до 25 % или несколько больше (тогда как при контролируемом – до 90 %). Кроме того, плодоношение у березы крайне нестабильно: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и малоурожайными (особенно заметно это проявилось в начале 21-го века), а семена характеризуются невысокой всхожестью (менее 50 %). Исследование ее репродуктивных возможностей показало, что пыльца карельской березы отличается средним уровнем фертильности, но очень низкой жизнеспособностью. Такие особенности пыльцы, очевидно, также отрицательно сказываются на процессах опыления и оплодотворения карельской березы и, наряду с другими факторами, по-видимому, объясняют прерывистый характер ее ареала. Добавим к этому, что многие природные популяции карельской березы по своей возрастной структуре (70 лет и более) находятся в настоящее время на постгенеративной стадии развития и характеризуются резким снижением репродуктивной функции.

Итогом изучения генетической структуры популяций карельской березы в Карелии, проведенного нами, стало определение основных популяционно-генетических факторов, которые свидетельствуют о деградации ее популяций. Среди них следует отметить изменение типа опыления, обуславливающего, в частности, увеличение частоты самоопыления и близкородственных скрещиваний.

К факторам антропогенной природы, вызывающим уменьшение численности карельской березы и сокращение ее природных популяций, следует добавить выборочные (зачастую незаконные) рубки, проводившиеся в течение длительного времени. В результате таких рубок многие природные популяции оказались представленными главным образом деревьями со слабо выраженной текстурой древесины или измененной формой роста, сформированной порослевыми побегами вокруг пней, оставшихся от спиленных или сруб-

ленных ранее деревьев. Вероятно, поэтому естественное семенное возобновление карельской березы на территории Карелии практически отсутствует. Кроме того, характерные места обитания карельской березы (заброшенные пастбища, земли, использовавшиеся в сельском хозяйстве, и т. п.) постепенно исчезают или подвергаются значительному изменению, что препятствует естественному появлению здесь карельской березы и вызывает смену пород. Следствием наблюдаемых процессов в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы в Карелии. По-видимому, такие процессы уже произошли в странах Западной Европы, например, в Дании, Германии и Чехии, где еще в начале 20-го века росла карельская береза. Но в отличие от западноевропейских стран, где преобладают урбанизированные территории, в Карелии, наоборот, происходит «одичание» многих территорий и зарастание бывших сельскохозяйственных угодий лесом.

Вместе с тем наблюдения за популяциями карельской березы, которые ведутся в Республике Карелия с определенной периодичностью на протяжении почти 100 лет, указывают на важность сохранения относительно большой численности ее популяций. Низкая численность вида почти всегда свидетельствует о его уязвимости. На примере природных популяций, расположенных в Заонежье (Медвежьегорский район Республики Карелия), можно со значительной долей уверенности говорить о том, что при численности менее 1 тыс. растений (южная часть Заонежья, кижская популяция) популяция в течение примерно 50 лет (после начала ее деградации) невосвратимо погибает, в то время как популяция, включающая 2–3 тыс. деревьев (северная часть Заонежья, ботанический заказник «Анисимовщина»), сохраняется в течение более длительного времени. Тем не менее регулярные уходы в насаждениях, проводимые в первые два десятилетия жизни растений, позволяют обеспечить их выживание и сохранность, как это произошло в заказнике «Береза карельская у деревни Царевичи» (посадки 1934 г.) и на территории заповедника «Кивач» (посадки 1959 и 1972 гг.).

Со времени начала систематического изучения карельской березы исследователи неоднократно высказывали различные гипотезы

и предположения относительно ее происхождения, а также о механизмах и причинах появления узорчатой текстуры древесины. Существующие в настоящее время гипотезы по-прежнему не позволяют пока однозначно ответить на вопрос о происхождении карельской березы и в полной мере раскрыть все особенности и свойства, а также причины и механизмы образования узорчатой текстуры в ее древесине. Хотя постепенно накапливается все больше данных, свидетельствующих в пользу генетического подхода как наиболее важного в решении этих проблем. В целом можно считать, что генетическая детерминация образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы является достаточно надежно установленным фактом, и это, безусловно, повлияло и на эволюцию взглядов о происхождении карельской березы. На основании молекулярного маркирования генома карельской березы установлено ее генетическое родство не только с березой повислой, но и с березой пушистой, что согласуется с эколого-генетической гипотезой ее происхождения, высказанной нами ранее (Ветчинникова, 2005). Следует отметить, что появление карельской березы в результате гибридизации на современном этапе вряд ли возможно, поскольку за период не менее чем 500 лет ее существования (согласно историческим сведениям об использовании древесины карельской березы) изменилась генетическая структура ее популяций, в которых уже отсутствуют те генотипы, которые могли явиться ее прародителями. Вместе с тем у всех изученных видов, несмотря на их принадлежность к различным секциям рода *Betula* L., имеется значительное родство, что говорит о возможности их происхождения от общего предка. В настоящее время широкие перспективы для дальнейших исследований в этом направлении открывает использование современных методов выделения и изучения ДНК и РНК.

Следует, однако, признать, что почти 100-летний период оказался явно недостаточным для получения полных знаний относительно закономерностей развития карельской березы, а также условий, необходимых для ее искусственного выращивания. Создание лесных культур карельской березы, осуществленное в основном в 70-е и 80-е годы по используемой на тот период

технологии (из семян от свободного опыления, с высокой нормой посева в питомниках и т. д.) на больших площадях, не дало ожидаемых результатов. Современные данные показывают, что успешность создания культур карельской березы определяется главным образом происхождением посадочного материала и проведением регулярных уходов.

Важной составляющей современного подхода к решению вопросов сохранения и воспроизводства ресурсов карельской березы являются научные исследования по разработке и внедрению современных биотехнологий, таких как, например, клональное микроразмножение. В основе этой технологии лежит реализация потенциальной способности вегетативных клеток высших растений дифференцироваться в целый организм (на основе тотипотентности). Это означает, что изолированная меристемная ткань под воздействием определенных гормонов в соответствующих стерильных условиях культивирования *in vitro* может давать начало большому числу новых растений (при этом коэффициент размножения в несколько сотен раз выше, чем при использовании обычных способов вегетативного размножения). При создании культуры меристемы данная технология позволяет получать растения карельской березы с гарантированными признаками узорчатой текстуры древесины и сохранять растительный материал, поддерживая ее в стерильных условиях в течение нескольких десятилетий, создавая коллекцию генотипов долгосрочного хранения. Важно и другое, с помощью данной технологии можно сравнительно быстро увеличить численность популяций и расширить возможности возобновления карельской березы вегетативным и семенным путем. По сути, широкое применение современных биотехнологий позволяет перевести лесовосстановление на новый уровень, а следовательно, качественно улучшить культуру ведения лесного хозяйства. Кроме того, изучение вопросов морфогенеза растений с использованием культуры *in vitro* предоставляет широкие возможности для постановки различных экспериментов, в том числе направленных на выяснение причин и механизмов формирования узорчатой текстуры древесины, и в то же время позволяет разрабатывать пути управления этими процессами в будущем.

Постепенно становится ясным, что основой воспроизводства карельской березы должно стать развитие плантационного выращивания этой ценной породы. Исходным материалом при этом могут служить природные популяции (до 2 тыс. деревьев) и искусственные насаждения, в том числе созданные преимущественно в 1970–1980-е гг. в Республике Карелия (архив клонов, плантации и пр.), где сохранилось к настоящему времени около 7 тыс. деревьев. И также вполне очевидно, что для эффективного выполнения работ по сохранению карельской березы и искусственному воспроизводству ее ресурсов требуются серьезные знания, соответствующий опыт, а также значительные затраты как на проведение исследований, так и на регулярный уход в период ее выращивания. Только в этом случае удастся не только сохранить эту уникальную древесную породу, но и обеспечить ее расширенное воспроизводство.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. М. Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // *Успехи совр. биол.* 1987. Т. 103, № 2. С. 298–313.

Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М., 1973. 296 с.

Александрова Н. М., Кузнецова Г. Е. Опыт выращивания березы карельской в Полярно-альпийском ботаническом саду // *Растительные ресурсы.* 1975. Т. 11, № 3. С. 421–425.

Алексеева А. И. Диагностические признаки древесины карельской березы // *Изв. высш. уч. зав. Лесн. журн.* 1962. Т. 3. С. 33–37.

Алтухов Ю. П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // *Сорос. образоват. журн.* 1995. № 1. С. 32–43.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 431 с.

Алтухов Ю. П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // *Вестник ВОГиС.* 2004. Т. 8, № 2. С. 40–59.

Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Курбатова О. Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М., 2004. 619 с.

Андреев К. А. Справка о заповеднике «Кивач». 1962 (рукопись) // *Архив КарНЦ РАН.* Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 45. 7 с.

Багаев С. Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // *Лесн. хоз-во.* 1963. Т. 6. С. 20–22.

Багаев С. Н. Селекция узорчатой и капокорешковой березы в условиях Костромской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1965. 21 с.

Багаев С. Н. Воспроизводство березы карельской // *Лесн. хоз-во.* 1987. Т. 9. С. 40–41.

Багаев С. Н., Ермаков В. И., Любавская А. Я. и др. Технические указания по селекции и разведению березы карельской в лесах Нечерноземной зоны РСФСР. М., 1985. 46 с.

Багаев С. С. Оценка качества культур березы карельской // *Лесн. хоз-во.* 1987. Т. 1. С. 41–43.

Багаев С. С. Наследуемость признаков карельской березы в семенном потомстве // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 10–11.

Байбурина Р. К. Микрোকлональное размножение взрослых гибридов березы карельской в культуре тканей // Растительные ресурсы. 1998. Т. 34, № 2. С. 9–22.

Байбурина Р. К., Жерновкова Т. В. Размножение зелеными черенками *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl., выращенной в культуре *in vitro* // Растительные ресурсы. 1999. Т. 35, № 2. С. 95–100.

Байбурина Р. К., Путенихин В. П., Васютин О. В. и др. Биотехнология в селекции лесных древесных растений // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 116–117.

Байбурина Р. К., Старова Н. В., Ермаков В. И. Способ клонального микроразмножения гибридов карельской березы. А. с. № 1752284 А G 01 H 4/00. 1990. Опубл. 1992, № 29.

Бандер В. Л. Карельская береза в Латвийской ССР // Тр. Латв. с.-х. акад. Рига, 1959. С. 364–365.

Бандер В. Л. Интродукция карельской березы в лесах Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Елгава, 1964. 27 с.

Баранов О. Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Гомель, 2003. 24 с.

Баранов О. Ю., Николаева Н. Н., Машикина О. С., Балюцкас В. М. Филогенетический анализ березы карельской на основании данных секвенирования гена алкогольдегидрогеназы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 24–29.

Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–811.

Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.

Барсукова Т. Л. Береза карельская в Белоруссии // Интенсификация лесн. хоз-ва в Белорусской ССР. М., 1987. С. 142–149.

Барсукова Т. Л. Изменчивость, отбор и разведение березы карельской в Беларуси: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Гомель, 1995. 21 с.

Белоусова Н. А. Развитие охраняемого природного фонда Карелии и его современное состояние: Препр. докл. Петрозаводск, 1987. 52 с.

Белоусова Н. А. Лесные и ботанические заказники Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск, 1992. С. 71–81.

Болондинский В. К., Белашев Б. З. Радон как возможная причина аномалий у древесных растений // Тенденции развития агрофизики в условиях изменяющегося климата (к 80-летию Агрофизического НИИ): Материалы Междунар. конф. СПб., 2012. С. 35–39.

Болондинский В. К., Белашев Б. З., Савицкий А. И. Изучение ростовых аномалий у древесных растений в связи с эксхалацией подпочвенного радона // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 33–38.

Бородин И. П. Курс дендрологии, читанный в Лесном институте в 1901–1902 гг.: курс лекций. СПб., 1902. 157 с.

Бутова Г. П. Клональное микроразмножение лесных древесных растений // Лесоводство, лесоведение, лесные пользования. Экспресс инф. гос. ком. СССР по лесн. хоз-ву. М., 1987. С. 2–18.

Бутова Г. П., Табацкая Т. М., Скробова Л. Л. Способ микрочнонального размножения карельской березы. А. с. № 1597386 А I С12 №5/00 опубл. 7.10.90. Бюл. № 37. 1990.

Буторина А. К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Сб. науч. тр. Воронеж, 1993. С. 40–47.

Буторина А. К., Пожидаева И. М., Свинцова В. С. и др. Цитологические и цитоэмбриологические исследования древесных в связи с вопросами их селекции // Генетика и селекция в лесоводстве. Воронеж; М., 1991. С. 20–28.

Васильев В. Н. К систематике и географии дальневосточных берез // Ботан. журн. 1942. Т. 27, № 1/2. С. 3–19.

Васильев В. Н. *Betula pubescens* Ehrh. и *B. verrucosa* Ehrh. // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 12. С. 1787–1789.

Васильев В. Н. Березы Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. 1969. Т. 69. С. 59–140.

Ветчинникова Л. В. Возможности ускоренного размножения березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 47–55.

Ветчинникова Л. В. Клональное микроразмножение селекционного материала березы карельской // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 73–87.

Ветчинникова Л. В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 45 с.

Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости. М., 2004а. 183 с.

Ветчинникова Л. В. Карельская береза: ареал, разнообразие, охрана и перспективы воспроизводства // Тр. КарНЦ РАН. 2004б. Вып. 6. С. 3–16.

Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М., 2005. 269 с.

Ветчинникова Л. В. О закономерностях фенотипического проявления узорчатой древесины в онтогенезе карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 364–367.

Ветчинникова Л. В., Ветчинникова Т. Ю. Карельская береза // Природные комплексы Вепской волости: особенности, современное состояние, охрана и использование. Петрозаводск, 2005. С. 119–127.

Ветчинникова Л. В., Ветчинникова Т. Ю. Оценка состояния насаждений карельской березы на территории заповедника «Кивач». Природа государственного заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. 2006. Вып. 10. С. 5–9.

Ветчинникова Л. В., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: состояние ресурсов и их охрана // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. С. 270–273.

Ветчинникова Л. В., Кузнецова Т. Ю. Использование биотехнологии для воспроизводства редких представителей сем. *Betulaceae* в Карелии // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Гомель, 2009. С. 27–31.

Ветчинникова Л. В., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза в заповеднике «Кивач»: краткая история изучения, основные результаты и перспективы сохранения генофонда // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника: Материалы науч.-практ. конф., посвященной 80-летию ФГБУ «Государственный природный заповедник „Кивач“». Петрозаводск, 2012. С. 11–18.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Воспроизводство ресурсов карельской березы с помощью современных биотехнологий // Биотехнология. Взгляд в будущее: Материалы II Междунар. науч. интернет-конф. Казань, 2013. С. 46–49.

Ветчинникова Л. В., Зимина С. Н., Бумагина З. Д. Опыт проведения прививок березы карельской вегетирующим привоем // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 44–49.

Ветчинникова Л. В., Николаева Н. Н., Бумагина З. Д. Способ клонального микроразмножения селекционного посадочного материала березы карельской. Патент Российской Федерации. № 2066953, 6 А 01 Н 4/00. 1996. 10 с.

Ветчинникова Л. В., Мартинссон У., Побуришко В. Ф. Результаты рекогносцировки популяций березы карельской в Центральной Швеции // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 137–142.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л. Сокращение численности и генофонда карельской березы на территории Карелии: генетический аспект // Материалы докл. VII Съезда ОФР России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Междунар. науч. шк. «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции». Ч. I. Нижний Новгород, 2011а. С. 141–142.

Ветчинникова Л. В., Кузнецова Т. Ю., Петрова Н. Е., Саковец Е. С. Воспроизводство редких представителей семейства *Betulaceae* в культуре тканей для интродукции и озеленения городов // Ботанические сады и устойчивое развитие северных регионов: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Апатиты, 2011б. С. 33–37.

Ветчинникова Л. В., Серебрякова О. С., Ильинова М. К. Жирнокислотный состав липидов пыльцы основных представителей рода *Betula* L. // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2012а. № 2. С. 56–62.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экологическая генетика. 2012б. Т. X, вып. 1. С. 34–37.

Ветчинникова Л. В., Серебрякова О. С., Ильинова М. К. Динамика содержания липидов и жирнокислотного состава отдельных фракций в женских сережках березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2013. № 3. С. 74–81.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск, 1990. 284 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39, № 5. С. 743–751.

Голикова Т. П. Сравнительный кариологический анализ березы бородавчатой в естественных насаждениях // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1986. Вып. 185. С. 8–11.

Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель, 2001. 197 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2012 году / Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия; Ред. кол.: А. Н. Громцев (гл. ред.), Ш. Ш. Байбусинов, О. Л. Кузнецов, Т. Б. Ильмаст. Петрозаводск, 2013. 328 с.

Горелов Н. И., Козлов Н. А., Козьмин А. В. Испытательные культуры деревьев березы карельской // Лесн. хоз-во. 2011. № 1. С. 27–28.

Гроздова Н. Б. Березы. М., 1979. 67 с.

Даль В. И. Толковый словарь живого великорусского языка. В 4-х т. Т. 2. М., 2001. С. 80.

Данилов В. Погублена карельская береза // Комсомолец. 1968а. 28 сент.

Данилов В. Мунозерская трагедия (Еще раз о погубленной карельской березе) // Комсомолец. 1968б. 19 окт.

Данилова Т. В., Данилов С. С., Карлов Г. И. Исследование молекулярно-генетического полиморфизма сортов хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus* L.) с использованием ISSR-ПЦР-анализа // Генетика. 2003. Т. 39, № 11. С. 1484–1489.

Данченко А. М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск, 1990. 205 с.

Денисов А. К., Денисов С. А., Кудрявцев Е. К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Изв. высш. уч. зав. Лесн. журн. 1973. №. 3. С. 6–9.

Дрейман З. Л. Анатомические исследования древесины карельской березы, выращенной инфекционным методом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1974. 37 с.

Дрейман З. Л. Анатомические изменения древесины *Betula verrucosa* Ehrh., выращенной из семян, обработанных соком карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 190–191.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966. 327 с.

Евдокимов А. П. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1978. 20 с.

Евдокимов А. П. Опыт создания культур карельской березы в условиях Северо-Запада РСФСР // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. 1982. № 11. С. 88–94.

Евдокимов А. П. Опыт выращивания карельской березы за пределами ареала // Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюз. ботан. об-ва. Л., 1983. С. 389–390.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228 с.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. СПб., 1994. 38 с.

Евдокимов А. П., Савельев О. А. Вегетативное размножение карельской березы // Лесоводство. Лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. Л., 1991. С. 77–81.

Евдокимов А. П., Смирнов С. Д. Выращивание карельской березы на Северо-Западе РСФСР (методические рекомендации). Л., 1983. 32 с.

Елина Г. А., Филимонова Л. В. Динамика растительности и границы «тундра-тайга» в голоцене на северо-западе Кольского полуострова // Ботан. журн. 2000. Т. 65, № 9. С. 34–55.

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.

Ермаков В. И. Посевные качества семян березы карельской от свободного и контролируемого опыления // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 503–512.

Ермаков В. И. О плодоношении и вегетативном размножении березы на Севере // Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск, 1971. С. 80–82.

Ермаков В. И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975а. С. 178–194.

Ермаков В. И. Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975б. С. 64–88.

Ермаков В. И. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 4–20.

Ермаков В. И. Способ вегетативного размножения древесных растений. А. с. 1033069 СССР. А 01 G 23/00. Открытия, изобретения: офиц. Бюл. Гос. Комитета по делам изобретений и открытий. М., 1983. Бюл. № 29. С. 13.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ермаков В. И. Механизм формирования узорчатой текстуры древесины и происхождение березы карельской: Препр. докл. Петрозаводск, 1990. 35 с.

Ермаков В. И. Сезонные ритмы роста, формирования годичного кольца ксилемы листопадных деревьев в условиях Севера // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 148–160.

Ермаков В. И., Ветчинникова Л. В., Бумагина З. Д. Результаты исследований природы березы карельской. Деп. в ВИНТИ 21.02.90. № 1068-B90 1990. 43 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 184 с.

Ермаков В. И., Ветчинникова Л. В., Бумагина З. Д. Роль коры в формировании узорчатой текстуры древесины березы карельской // Лесоведение. 1995. № 3. С. 50–56.

Жуковский П. М. Ботаника. 3-е изд. М., 1949. 552 с.

Замятин Б. Н. Семейство *Betulaceae* G. A. Agardh.: Березовые // Деревья и кустарники. Т. 2. М.; Л., 1951. С. 266–334.

Илиев И. А. Проучване на естествените популации от обикновена бреза (*Betula pendula* Roth) в Западна България и отбор на ценни декоративни форми области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. София, 1988. 38 с.

Ильинов А. А., Топчиева Л. В., Раевский Б. В. Использование микросателлитных маркеров в изучении генофонда ели финской *Picea × fennica* (Regel) Ком в Карелии // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX, № 1–2. С. 80–86.

Инге-Вечтомов С. Г. Что мы знаем об изменчивости? // Экологическая генетика. 2010. Т. 8, № 4. С. 4–9.

Исаков И. Ю. Результаты гибридизации березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl.). 2000. С. 106.

Исаков Ю. Н., Соустова Н. М., Исаков И. Ю. Интеграционно-эпигенетическое происхождение карельской березы: гипотеза и факты // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 98–103.

Казанцева Е. В. Популяционно-генетический анализ карельской березы и вегетативное размножение ее ценных форм: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1997. 24 с.

Кайгородова М. С. Экология цветения и опыления *Betula nana* L. на Полярном Урале // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1466–1470.

Каледва В. М. Биология плодonoшения березы в условиях Новосибирской области // Плодonoшение лесных пород Сибири. Новосибирск, 1982. С. 117–129.

Каледва В. М. Биология плодonoшения березы повислой (*Betula pendula* Roth) в лесостепных районах Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1985. 20 с.

Катаева Н. В., Бутенко Р. Г. Клональное микроразмножение растений. М., 1983. 96 с.

Киселева К. В., Майоров С. Р., Новиков В. С. Флора средней полосы России: Атлас-определитель. М., 2010. С. 178–180.

Красная книга Карелии: Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные. Петрозаводск, 1985. С. 77.

Красная книга Карелии / Науч. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга Республики Карелия / Науч. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск, 2007. С. 45–46.

Козьмин А. В. Селекция хозяйственно-ценных форм березы // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве. Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 85–86.

Козьмин А. В. Селекция каповой формы березы пушистой // Селекция быстрорастущих орехоплодных и технически ценных пород. Воронеж, 1992. С. 55–60.

Козьмин А. В., Буторина А. К. Спонтанный триплоид березы карельской // Лесоведение. 1985. № 6. С. 71–75.

Конина Л. В. Динамика содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках основных видов березы Европейского Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 24 с.

Конспект флоры Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелева; Ред. тома Д. В. Гельтман. Т. 1. СПб.; М., 2012. С. 180–187.

Концевая И. И., Шевцова Л. В. Действие цитокининов и антибиотика цефотаксима на процесс регенерации листовых эксплантов *Betula pendula* Roth var. *carelica* Merckl // Вестник БГУ. 2012. № 2. Сер. 2, № 2. С. 30–34.

Коровин В. В., Щербинина А. А. Образование капов у клена ясенелистного в городских условиях // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2000. Вып. 6. С. 148–151.

Коровин В. В., Мишуков Н. П., Юланов В. П. Радиационная обстановка в лесном фонде Алтайского края в связи с испытанием ядерных уст-

ройств на Семипалатинском полигоне // Вопросы лесной радиоэкологии. М., 2000. С. 120–136.

Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносоев Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.

Коропачинский И. Ю. Гибридизационные процессы в роде *Betula* L. и возможности использования естественных гибридов в селекции // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 271–276.

Корчагина И. А. Особенности морфогенеза цветка *Betulaceae* // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 1037–1043.

Косиченко Н. Е., Щетинкин С. В. Анатомическое строение искусственно индуцированной узорчатой древесины березы // Современные проблемы экологической анатомии растений. Материалы I Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. Ташкент, 1987. С. 122–124.

Косиченко Н. Е., Попов В. К., Щетинкин С. В. Рост культур и микро-структура узорчатой древесины березы карельской в условиях ЦЧО // Лесная интродукция. Сборник ЦНИИЛГиС. 1983. С. 152–161.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск, 2007. 403 с.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 76 с.

Крючков В. В. Чуткая Субарктика. М., 1976. 137 с.

Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений: Учебник для вузов. Изд. 2-е. М., 2006. 742 с.

Кулаева О. Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. М., 1982. 82 с.

Кулаева О. Н., Кузнецов Вл. В. Аналитический обзор: новейшие достижения и перспективы изучения механизма действия фитогормонов и их участия в сигнальных системах целого растения // Вестник РФФИ. 2004. № 2. С. 20.

Куликова В. В., Руоколайнен Н. А., Ветчинникова Л. В., Куликов В. С. Заонежье (Ю. Карелия) – перспективная территория для создания национального парка федерального уровня // Материалы Междунар. конф. «Современные экологические проблемы Севера (К 100-летию со дня рождения О. И. Семенова-Тян-Шанского)». Ч. I. Апатиты, 2006. С. 236–238.

Кундзиньш А. В., Игаунис Т. А., Гайлис Я. Я. и др. Лесная селекция. М., 1972. 200 с.

Куприянова Л. А. Палинология Сережкоцветных (*Amentiferae*). М.; Л., 1965. 214 с.

Курносков Г. А. Ямчатость стебля как типичное проявление аномального строения стебля древесных растений // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2000. Вып. 6. С. 151–155.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Лантратова А. С. Деревья и кустарники Карелии: Определитель. Петрозаводск, 1991. 232 с.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Лаур Н. В. Выращивание сортового материала березы карельской в Карельской АССР // Селекционно-генетические исследования древесных пород в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 135–139.

Лаур Н. В. Состояние и учет насаждений карельской березы в Карелии // Биоиндикация и оценка повреждения организмов и экосистем. Петрозаводск, 1997. С. 95–96.

Лаур Н. В. Отбор плюсовых деревьев и насаждений карельской березы в Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 134–137.

Лаур Н. В. Архивный участок карельской березы // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Петрозаводск, 1999а. С. 208.

Лаур Н. В. Естественные насаждения карельской березы в Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Петрозаводск, 1999б. С. 206–207.

Лаур Н. В. Селекционные методы разведения карельской березы: Учебное пособие. Петрозаводск, 2002. 44 с.

Лаур Н. В. Единый генетико-селекционный комплекс: Учебное пособие. Петрозаводск, 2011. 131 с.

Лаур Н. В. Лесной генетико-селекционный комплекс Карелии (особенности создания, анализ состояния, научное обоснование развития): Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. М., 2012. 38 с.

Лаур Н. В., Тренин В. В. Создание постоянной лесосеменной базы в Карелии // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 199–203.

Левин А. Р. Изучение видового состава древесной и кустарниковой растительности. 1934 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1, оп. 33, ед. хр. 271. 18 с.

Лесная энциклопедия / Гл. ред. Г. И. Воробьев; Ред. кол.: Н. А. Анучин, В. Г. Атрохин, В. Н. Виноградов и др. Т. 1. М., 1985. С. 68–73.

Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 579 с.

Литвак П. В. Карельска береза (*Betula verrucosa* var. *carelica* Soc.) в Українському поліссі // Укр. ботан. журн. 1968. Вип. 25, № 1. С. 103–106.

Лихачев А. И. Некоторые данные по биологии берез пушистой и бородавчатой // Уч. зап. Орловск. пед. ин-та. 1959. Т. 14, вып. 5. С. 107–119.

Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестн. РАН. 2005. Т. 75. С. 338–345.

Лупанова Е. М. Импорт в Россию немецких идей в сфере лесоохраны в XVIII в. // Немцы в Санкт-Петербурге. Биографический аспект. XVIII–XX вв. СПб., 2012. Вип. 7. С. 37–45.

Любавская А. Я. Селекция и разведение карельской березы. М., 1966. 124 с.

Любавская А. Я. Биосистематика карельской березы // Науч.-техн. конф. по итогам науч.-исследоват. работ. М., 1968. С. 32–35.

Любавская А. Я. Руководство по разведению карельской березы в лесах РСФСР. М., 1971. 19 с.

Любавская А. Я. Основные направления сортводства карельской березы // Вопросы селекции лесных и декоративных древесных растений. М., 1972. С. 19–34.

Любавская А. Я. Методы выращивания сортовых плантаций карельской березы // Вопросы физиологии, селекции и озеленения городов. Науч. тр. МЛТИ. М., 1975. Вип. 70. С. 70–79.

Любавская А. Я. Карельская береза. М., 1978. 158 с.

Любавская А. Я., Погиба С. П. Фенотипическая структура популяций и возрастная изменчивость березы карельской в культурах Московской области // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве. М., 1988. С. 92–93.

Лях В. А. Микрогаметофитный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений // Цитология и генетика. 1995. № 6. С. 76–82.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 10-е, испр. и доп. М., 2006. 600 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 457 с.

Маковейчук А. Ю. Биотехнология «искусственных семян» // Генетика и селекция – на службе лесу: Тез. Междунар. конф. Воронеж, 1996. С. 14–15.

Мальшева О. Н. Реакция живых клеток древесины березы на поражение ее дереворазрушающими грибами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 16 с.

Мальшева О. Н. Образование ядровых веществ в древесине березы при ее поранении и поражении грибами // Изв. высш. уч. зав. Лесн. журн. 1976. № 2. С. 85–88.

Матвеева Т. В., Машкина О. С., Исаков Ю. Н., Лутова Л. А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. 2008. Т. VI, № 3. С. 18–23.

Махнев А. К. Интродукция карельской березы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982. С. 30–35.

Машкина О. С., Буторина А. К., Табацкая Т. М., Щетинкин С. В. Цитогенетические механизмы проявления узорчатости древесины у карельской березы в процессе длительного культивирования *in vitro* // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 185–190.

Мерклин К. Ф. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России: с приложением списка употребительнейших пород поделочного леса, обращающегося во всемирной торговле. СПб., 1857. 101 с.

Меркулов П. М. Карельская береза в Заонежье // Ленинская правда. 1974. 12 марта.

Молотков П. И. Проявление признаков «кареловости» у березы при выращивании ее в районе г. Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1984. Вып. 69. С. 21–23.

Никитин А. Н. Влияние лучей Рентгена на семена и пыльцу древесных пород // Сб. тр. Центр. науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва. 1934а. № 1. С. 86–104.

Никитин А. Н. Влияние лучей Рентгена на пыльцу древесных и травянистых растений // Сов. ботаника. 1934б. № 1. С. 66–74.

Никитина Т. В., Назаренко С. А. Микросателлитные последовательности ДНК человека: мутационный процесс и эволюция // Генетика. 2004. Т. 40, № 10. С. 1301–1318.

Николаева Н. Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 25 с.

Николаева Н. Н., Новицкая Л. Л. Особенности весенних фаз развития карельской березы // Лесоведение. 2006. № 6. С. 59–65.

Николаевская Т. С. Влияние заморозков на репродуктивные органы *Dactylis glomerata* L. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 12. С. 200–211.

Николаевская Т. С. Морфологические особенности пыльцы в отдаленных потомствах мутантных растений *Festuca pratensis* (Poaceae) // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 8. С. 88–93.

Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Лебедева О. Н., Кузнецова Т. Ю. Морфофизиологическая характеристика пыльцы различных видов березы в условиях Восточной Фенноскандии // Тр. КарНЦ РАН. 2008. Сер. Биогеография. Вып. 14. С. 84–91.

Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Лебедева О. Н. Изучение пыльцы у аборигенных и интродуцированных в условия Карелии представителей рода *Betula* L. // Тр. КарНЦ РАН. 2009. № 4. Сер. Биогеография. Вып. 9. С. 90–95.

Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.

Новицкая Л. Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 42 с.

Новицкая Л. Л. Механизмы регуляции развития тканей ствола древесных растений на примере карельской березы // Тр. КарНЦ РАН. 2003. Вып. 5. С. 74–84.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 144 с.

Новицкая Л. Л. Механизмы индукции аномального камбиального роста древесных растений на примере карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 225–230.

Новицкая Л. Л., Гамалей Ю. В. Особенности развития древесных растений в условиях Севера // Проблемы физиологии растений Севера. Тез. Междунар. конф. 2004. С. 136.

Обуховская Л. В., Макарова Т. Б., Олешук Е. Н. Адаптация микрореклональных регенерантов карельской березы к нестерильным условиям роста на ионообменном субстрате // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 237–241.

Орлова И. Н. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и частичная нестабильность отдаленных гибридов злаков // Генетика. 1994. № 10. С. 1423–1431.

Орлова И. И. Систематическое исследование древесных пород Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1952. 13 с.

Орлова И. И. Сем. *Betulaceae* С. А. Agardh // Флора Мурманской области. М.; Л., 1956. Вып. 3. С. 121–124.

Отчет по инвентаризации деревьев карельской березы в Заонежском спецлесхозе Республики Карелия / Институт «Союзгипролесхоз». М., 1992. 123 с.

Падутов В. Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель, 2001. 144 с.

Падутов В. Е., Хотылева Л. В., Баранов О. Ю., Ивановская С. И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экологическая генетика. 2008. Т. VI, № 1. С. 3–11.

Педдер Ю. А. Государственный лесной заповедник «Кивач» КНИИ, 1931 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1, оп. 33, ед. хр. 272. 10 с.

Петрова Л. Р., Дроздов С. Н. Влияние заморозков на формирование репродуктивных органов яровой пшеницы // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 8. С. 1098–1107.

Пичугина Н. П. Влияние экологических факторов на формирование семян некоторых межвидовых гибридов берез // Экология. 1971. № 6. С. 89–91.

Пичугина Н. П. Наследование признаков в первом поколении при межвидовой гибридизации берез: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 22 с.

Побирушко В. Ф. Эколого-биологические особенности и внутривидовая изменчивость некоторых видов рода *Betula* L. на границах ареалов (в условиях Беларуси): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1992а. С. 25.

Побирушко В. Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника: Сб. науч. тр. Минск, 1992б. Вып. 31. С. 31–39.

Побирушко В. Ф., Мартинссон У., Эмануэльссон Е. Распространение и изменчивость карельской березы в юго-восточной Швеции // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тез. Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 43–44.

Погиба С. П. Заказники карельской березы в КАССР и БССР // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1983. Вып. 148. С. 145–148.

Погиба С. П. Селекционно-генетические основы плантационного разведения карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1988. 27 с.

Погиба С. П., Казанцева Е. В. Фенетический анализ популяций карельской березы и ее географических культур // Тез. докл. II Междунар. конф. «Строение, свойство и качество древесины-96». М., 1996. С. 27.

Погиба С. П., Казанцева Е. В. Онтогенез карельской березы в культурах Московской области // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2006. № 5 (47). С. 75–81.

- Полевой В. В.* Фитогормоны. Л., 1982. 248 с.
- Полевой В. В.* Физиология растений. М., 1989. 464 с.
- Пономарев Н. А.* Березы СССР. М.; Л., 1933. 246 с.
- Попов В. К., Сиволопов А. И., Кузнецова Н. А.* Формовое разнообразие карельской березы в старейших культурах под Воронежом // Генетика и селекция – на службе лесу. Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 1996. С. 52–53.
- Попова И. С.* Морфологические типы пыльцевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1971. Вып. 3. С. 62–66.
- Путенихин В. П.* Цивилизация деревьев (научно-популярные очерки о природе). Уфа, 2007. С. 68–71.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г.* Карельская береза в Республике Башкортостан // Аграрная Россия. Спец. вып. 2009. С. 164–165.
- Райт Д. В.* Введение в лесную генетику. М., 1978. 470 с.
- Раменская М. Л.* Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.
- Раменская М. Л.* К типологии лесотундровых и горных березняков // Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты, 1974. С. 18–33.
- Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 215 с.
- Редько Г. И.* Лесной знатель Ф. Г. Фокель в России // Изв. выс. уч. зав. Лесн. журн. 1990. № 5. С. 129–131.
- Родионов В. С.* Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 4–68.
- Романов Г. А.* Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 295–319.
- Романовская М. М.* Список высших растений, выявленных в заповеднике «Кивач». Заповедник «Кивач». 1960 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 57. 17 с.
- Романовская М. М.* Перечень научных объектов заповедника «Кивач». 1960–1961 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 41. 19 с.
- Романовский М. Г.* Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. XXII, № 1. С. 86–94.
- Романовский М. Г., Погиба С. П., Зайцева Т. Л.* Возрастные изменения морфологической структуры насаждений карельской березы // Генетика. 1987. № 7. С. 1230–1239.
- Рубцов Л. И., Гордиенко И. И., Каплуненко Н. Ф. и др.* Деревья и кустарники. Покрытосеменные. Справочник. Киев, 1974. С. 39–63.

Савельев О. А. Автовегетативное размножение ценных форм карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1992. 19 с.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 294–300.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Выращивание карельской березы в Латвийской ССР // Науч. тр. Укр. с.-х. акад. 1971 (1972). Вып. 65. С. 128–129.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Новое в разведении березы карельской // Лесн. хоз-во. 1973. № 1. С. 40–41.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Применение химических методов при выращивании карельской березы // Журн. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева. 1974а. Т. XIX, № 3. С. 332–334.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Исследования по выращиванию узорчатой карельской березы // Тр. Латв. с.-х. акад. 1974б. Вып. 75. С. 11–14.

Сакс К. А., Бандер В. Л. Новые данные о происхождении карельской березы // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 91–97.

Севергин В. М. Обзорение Российской Финляндии или минералогические и другие примечания, учиненные во время путешествия по оной в 1804 г. СПб., 1805. 133 с.

Семкина Л. А. О происхождении и эволюционной роли пурпурно-листных вариаций древесных растений // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 104–110.

Синадский Ю. В. Береза. Ее вредители и болезни. М., 1973. 216 с.

Смирнов А. Д. Выращивание семян березы карельской в теплицах // Лесн. хоз-во. 1973а. № 1. С. 42–43.

Смирнов А. Д. Результаты инвентаризации березы карельской // Тр. Петрозаводской лесной опытной станции. Вып. 2. Петрозаводск, 1973б. С. 80–83.

Смирнов С. Д., Селль-Бекман И. Я. Опыт выращивания семян березы карельской в теплицах (Обзор). М., 1971. 18 с.

Соколов А. И. Эколого-лесоводственные основы создания лесных культур на нераскорчеванных вырубках с завалуненными почвами Северо-Запада таежной зоны: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Архангельск, 2012. 43 с.

Соколов А. И., Федорец Н. Г., Кривенко Т. И. и др. Первичные этапы формирования биогеоценозов при разведении карельской березы на отвалах Костомукшского железорудного месторождения // Изв. СПб. лесотехн. акад. 2010. Вып. 191. С. 22–31.

Соколов Н. О. Госзаповедник «Кивач». 1934 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1, оп. 33, ед. хр. 277. 14 с.

Соколов Н. О. Физико-механические свойства древесины карельской березы // Вопросы лесного хозяйства и лесной промышленности Карелии. Петрозаводск, 1937. С. 207–225.

Соколов Н. О. Краеводам о карельской березе. Петрозаводск, 1938. 16 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск, 1950. 116 с.

Соколов Н. О. Отчет по научно-исследовательской теме «Карельская береза – ее биолого-экологические свойства и способы размножения» за 1957 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 9, ед. хр. 9. 24 с.

Соколов Н. О. Задачи дальнейшего изучения карельской березы // Изв. Карел. и Кольск. филиалов АН СССР. 1958а. № 3. С. 96–102.

Соколов Н. О. Итоги изучения и задачи по широкому разведению карельской березы в лесах Карельской АССР // Материалы науч.-техн. конф. по развитию лесн. пром-сти и лесн. хоз-ва КАСССР. Петрозаводск, 1958б. С. 159–170.

Соколов Н. О. Карельская береза. Л., 1959. 36 с.

Соколов Н. О. Отбор и выращивание березы карельской в Ленинградской области с использованием самосева // Лесная генетика, селекция и семеноводство. 1970. С. 277–281.

Соколов Н. О. Отбор карельской березы в лесах и культурах Северо-Запада // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 111–114.

Соловьева Н. М. К кариологическому изучению берез // Бюл. Главн. бот. сада. 1977. Вып. 106. С. 100–103.

Старогин А., Капусткин А., Каган Л. Путешествие на Кивач. Петрозаводск, 1952. 44 с.

Сулей М. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы. М., 1983. С. 177–196.

Суходольский Д. А. Опыт разведения и акклиматизации березы карельской в Сибири // Лесн. хоз-во. 1971. № 11. С. 86–89.

Табакцакая Т. М., Бутова Г. П. Каллусные культуры как источник получения генетически измененных растений // Достижения лесн. генетики и селекции – науч.-техн. прогрессу. Воронеж, 1988. С. 17–20.

Табакцакая Т. М., Бутова Г. П., Машкина О. С. Объект № 95. Опытные плантационные культуры хозяйственно ценных форм карельской березы, созданные на основе технологии *in vitro* // Опытнo-производственные селекционно-семеноводческие объекты НИИЛГиС: Сборник науч. тр. Т. 2. Воронеж, 2004. С. 171.

Тарасевич А. В. Популяционные разновидности рода *Betula* L. и их оценка для использования в Полесье Украины // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 337–346, 379–391.

Толстомятенко А. И. Отличительные признаки березы карельской (*Betula verrucosa* Ehrh. F. Soc.) в лесах Ленинградской области // Науч. тр. Лесотехн. акад. Л., 1967. С. 138–139.

Толстомятенко А. И. Образование свилеватой древесины у карельской березы // Материалы науч.-техн. конф. лесотехн. фак. Л., 1971. С. 14–15.

Топчиева Л. В., Ветчинникова Л. В., Малышева И. Е. и др. Оценка генетического разнообразия популяции карельской березы с использованием РАПД-маркеров // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в экстремальных условиях северного климата. Апатиты, 2008. С. 91–92.

Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л., Ветчинникова Л. В. Молекулярно-генетический анализ популяций карельской березы на основе использования ISSR-ПЦР маркеров // Аграрная Россия. Спец. вып.: Актуальные проблемы дендрозоологии и адаптации растений: Междунар. науч.-практ. конф., посвященная 80-летию со дня рождения профессора Ю. З. Кулагина. 2010. С. 144–145.

Тренин В. И. Введение в цитозмбриологию хвойных. Петрозаводск, 1988. 151 с.

Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 157 с.

Третьякова И. Н., Ворошилова Е. В., Шуваев Д. Н., Пак М. Э. Перспективы микроклонального размножения хвойных в культуре *in vitro* через соматический эмбриогенез // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX, № 1–2. С. 180–186.

Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев, 1988. 198 с.

Филиппов С. И. Технические свойства древесины. Л., 1926.

Фогилев А. В. Защитные пластмассовые трубки для семян // Лесное хозяйство за рубежом: Экспресс-информация, ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 1986. Вып. 18. С. 4–6.

Франклин Я. Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы. М., 1983. С. 160–174.

Фролова Г. Д. Вопросы биологии цветения некоторых берез // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 6. С. 885–889.

Хакимова З. Г. Карельская береза в Республике Марий Эл и Ульяновской области // Изв. выс. уч. зав. Лесн. журн. 2002. № 4. С. 40–45.

Хакимова З. Г. Оценка и использование ресурсов декоративной древесины лиственных пород в условиях Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2004. 20 с.

Хедрик Ф. Генетика популяций. М., 2005. 588 с.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Изд. 2-е, дополн. Петрозаводск, 2000. 311 с.

Цвелев Н. Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 47–73.

Челак В. Р. Биологические свойства пыльцы – жизнеспособность, фертильность и стерильность // Бот. исслед. (Кишинев.) 1989. № 4. С. 31–38.

Чиркова Т. В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Сорос. образоват. журн. 1997. № 9. С. 12–17.

Чубанов К. Д. Изучение форм березы бородавчатой и пушистой северной части БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1969. 35 с.

Чубанов К. Д. О возможностях естественной гибридизации березы бородавчатой и пушистой в связи с их фенологическими особенностями // Березинский заповедник. 1972. Вып. 2. С. 24–40.

Чураев Р. Н. Контурь неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66, № 2. С. 99–122.

Чураев Р. Н. Эпигены – наследственные единицы надгенного уровня // Экологическая генетика. 2010. Т. 8, № 4. С. 17–24.

Шапкин О. М., Казанцева Е. В. Вегетативное размножение форм карельской березы с декоративной текстурой древесины // Строение, свойства и качество древесины-96: Тез. докл. II Междунар. симпоз. М., 1996. С. 36.

Шапкин О. М., Погиба С. П., Казанцева Е. В. Популяционно-генетический анализ карельской березы и вегетативное размножение ее ценных форм // Лесохозяйственная информация Фед. службы лесн. хоз-ва ВНИИЦ лесресурс. М., 1996. Вып. 9. С. 4–15.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980. 278 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1968. 451 с.

Шуляковская Т. А., Ветчинникова Л. В. Изоферменты пероксидазы в почках разных видов и форм березы // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 113–119.

Щетинкин С. В. Гистогенез узорчатой древесины березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. и *Betula pendula* Roth: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1988. 24 с.

Щетинкин С. В., Косиченко Н. Е. Сердцевинные повторения и их роль в формировании узорчатой древесины березы // Селекция быстрорастущих орехоплодных и технически ценных пород. Воронеж, 1992. С. 61–67.

Щурова М. Л. Будущее карельской березы в Карелии // Вестник Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2006. № 5 (47). С. 64.

Щурова М. Л. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 306–309.

Юркевич Н. Д., Чубанов К. Д. Хромосомные числа некоторых форм березы // Докл. АН БССР. 1969. Т. 13, № 7. С. 635–638.

Юсуфов А. Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 393–399.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. С. 270–296.

Яблоков А. С. Лесное семеноводство и селекция. М.; Л., 1949. С. 39–41.

Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., 1962. 487 с.

Яковлев Ф. С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. № 1. С. 3–19.

Яковлев Ф. С. Заповедник «Кивач» (краткий справочник) 1963 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 46. 7 с.

Яковлев Ф. С., Романовская М. М. Изучение влияния условий среды на рост и развитие карельской березы. 1959 (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 6, ед. хр. 9. 57 с.

Яндовка Л. Ф., Шамров И. И. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (Rosaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 206–218.

Яскина Л. В. Результаты опытов посева карельской березы // Тр. Ташкентск. с.-х. ин-та. 1968. Вып. 20. С. 218–222.

Яскина Л. В. Рост и развитие саженцев карельской березы в орошаемом питомнике Ташкентского оазиса // Тр. Ташкентск. с.-х. ин-та. 1972. Вып. 25. С. 164–169.

Яскина Л. В. Влияние намачивания семян карельской березы в воде на их грунтовую всхожесть // Тр. Ташкентск. с.-х. ин-та. 1973. Вып. 39. С. 95–98.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 338 с.

- Atanasoff D.* Virus stem pitting of birch (Wisa and disease) // Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenpathol. Pflanzenschutz. 1967. Bd. 74, N 4. S. 205–208.
- Atkinson M. D.* *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecol. 1992. Vol. 80. P. 837–870.
- Backeljau T., Bruyn L., Wolf H. et al.* Multiple UPGMA and Neighbor-joining Trees and the Performance of Some Computer Packages // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13, N 2. P. 297–308.
- Ballester A., Vieitez A. M.* Factores que afectan la micropropagation del abedul // An. edafol. G. agrobiol. 1987. Vol. 46, N 5–6. P. 741–747.
- Bonga J. M.* Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity and rejuvenation // Tissue culture in Forestry. London, 1982. P. 387–412.
- Bonham V. A., Barnett J. R.* Abnormalities in the wood of silver birch // http://www.trv.slu.se/eng/research/Poster1_10. 2001.
- Boulay M.* Multiplication et clonage rapide du *Sequoia sempervirens* par la culture *in vitro* // Annales de Recherches Sylvicoles, AFOCEL. Etudes et Recherches. 1979. Vol. 6, N 12. Micropropagation d'Arbres Forestiers. P. 49–56.
- Chalupa V.* *In vitro* propagation of birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) // Biol. Plant. 1981a. Vol. 23, N 6. P. 472–474.
- Chalupa V.* Clonal propagation of broad-leaved forest trees *in vitro* // Commun. Inst. Forest. Cheh. 1981b. N 12. P. 255–271.
- Chalupa V.* Micropropagation of conifer and broadleaved forest trees // Commun. Inst. Forest. Cheh. 1983. N 13. P. 7–39.
- Chalupa V.* European hardwoods // Cell and tissue culture in forestry / Ed. G. M. Bonga, B. J. Durzan. 1987. Vol. 3. P. 224–226.
- Clausen K. E.* Characteristics of hybrid birch and its parent species // Can. J. Bot. 1963. Vol. 41, N 4. P. 441–457.
- Consensus document* on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology, N. 28. Environment Directorate Organisation for Economic Cooperation and Development. Paris, 2003. 46 p.
- Corden J., Millington W., Bailey J. et al.* UK regional variations in *Betula* pollen (1993–1997) // Aerobiologia. 2000. Vol. 16. P. 227–232.
- Dahl Å. E., Fredrikson M.* The timetable for development of maternal tissues sets the stage for male genomic selection in *Betula pendula* (*Betulaceae*) // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83. P. 895–902.
- David A.* *In vitro* propagation of *Gymnosperma* // Tissue culture in Forestry. London, 1982. P. 72–104.
- Ditmar O.* *In vitro* regeneration of Curly birch, *Betula pendula* var. *carelica* // Thaiszia. 1991. Vol. 1. P. 119–124.

Dziewolski J. Dziewolski Rola brzozy w krajobrazie przelomowego odcinka Dunajca przez Beskidy // Chrońmy Przyrodę Ojczystą. 1960. Vol. 16, N 2. S. 23–28.

Emanuelsson J. The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.) in Sweden: Examensarbete i ämnet skogsskötsel. Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet. Umeå, 1999. 54 p.

Emberlin J., Detandt M., Gehrig R. et al. Responses in the start of *Betula* (birch) pollen seasons to recent changes in spring temperatures across Europe // Intern. J. Biometeorol. 2003. Vol. 47. P. 113–115.

Etholén K. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta lapissa // Silva Fenn. 1978. Vol. 12, N 4. S. 264–273.

Etholén K., Huuri L. Visakoivua käsittelevä kirjallisuus // Folia For. 1982. Vol. 502. 24 s.

Ewald D., Naujoks G., Piegert H. Performance and wood quality of *in vitro* propagated hybrid curly birch (*Betula pendula* × *Betula pendula* var. *carelica* Sok.) clones // Silvae Genetica. 2000. Vol. 49, N 2. P. 98–101.

Flora Nordica: *Lycopodiaceae* – *Polygonaceae*. V. 1. / Ed. Bengt Jonsell. Stockholm, 2000. P. 197–203.

Freeling M. Toward monitoring specific DNA lesions in the gene by using systems // Environ. Health Perspect. 1981. Vol. 37. P. 13–17.

Furlow J. J. The genera of *Betulaceae* in the southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1990. Vol. 71. P. 1–67.

Gardiner A. S. Taxonomy of intraspecific variation in *Betula pubescens* Ehrh., with particular reference to the Scottish Highlands // Proc. Roy. Soc. 1984. Vol. 85, N 1/2. P. 13–26.

General Statistics on Forest Tree Breeding in Finland 2000. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 854, 2001. 47 s.

Guo J. J., Zeng J., Zhou S. L., Zhao Z. G. Isolation and characterization of 19 microsatellite markers in a tropical and warm subtropical birch, *Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don // Mol. Ecol. Resources. 2008. Vol. 8. P. 895–897.

Haberer G., Kieber J. Cytokinins. New Insights into a Classic Phytohormone // Plant Physiology. 2002. Vol. 128. P. 354–362.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

Hämet-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P. V. A. Suomen puu- ja pensaskasvio. Woody Flora of Finland. Helsinki, 1989. S. 83–87.

Hämet-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P. V. A. Suomen puu- ja pensaskasvio. Woody Flora of Finland. Helsinki, 1992. S. 107–111.

Hamrick J. L. Response of forest trees to global environmental changes // *Forest Ecol. Manage.* 2004. Vol. 197. P. 323–335.

Hamrick J. L., Godt M. J. W. Conservation genetics of endemic plant species // *Conservation genetics: case histories from nature.* 1996. P. 281–304.

Hamrick J. L., Mitton J. B., Linhart Y. B. Levels of genetic variation in trees: influence of life history characteristics // *Isozymes of north-american forest trees and forest insects* / Ed. M. T. Conkle, Report N 48. Pacific SW For. Range Expt. Sta. Tech, 1981. P. 35–41.

Hamrick J. L., Godt M. J. W., Sherman-Broyles S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // *New Forest.* 1992. N 6. P. 95–124.

Heikinheimo O. Visakoivumetsien perustaminen ja kasvattaminen // *Suomen metsänhoitoyhdistyksen vuosikirja*, 1933. S. 27–46.

Heikinheimo O. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1951. Vol. 39, N 5. S. 1–26.

Heikinheimo O. Visakoivun kasvatuksen alkuajoilta // *Visaseuran tiedonantoja.* 1958. N 1. S. 1–6.

Hejtmanek G. *Betula pendula* var. *carelica* Socolov v Československu // *Preslia.* 1957. Vol. 29.

Helms A., Jorgensen C. A. Birkene paa Maglemose i Gribskov // *Bot. Tidsskr.* 1925. S. 57–134.

Hintikka T. J. Visakoivusta ja sen esiintymisestä // *Metsät. Aikak.* 1916. Vol. 33, N 11. S. 417–420.

Hintikka T. J. Die «Wisa» – Krankheit der Birken in Finland // *Z. Pflanzenkrankh. Gallenk.* 1922. Bd. 32. S. 193–210.

Hintikka T. J. Über den Habitus und die Wachstumsart der Wisabirken // *Mitt. Deutsch. Dendrol.* 1926. Ges. 36, N 1. S. 209–214.

Hintikka T. J. Om masurbjörkarna // *Skogsbruket.* 1936. Vol. 6, N 1. S. 28–33.

Hintikka T. J. Visakoivuista ja niiden anatomiasta (Helsinki, 1941). Tampere. 2008. 346 s.

Hintikka T. J., Soenne U. T. Curly and flame birch // *Wood.* 1937. Vol. 2, N 1. P. 27–29.

Hodnebrog T. Valbjørk-produksjon på utvalgte kloner // *Fagnytt, Plantedyrking.* 1996a. N 3. 6 s.

Hodnebrog T. Utvalg av kloner valbjørk (*Betula pendula* f. *carelica*) // *Norsk Landbruks forskning.* 1996b. Vol. 10, N 2. S. 101–106.

Hodnebrog T. Selection and Plant Propagation of Clones of Curly Birch (*Betula pendula* f. *carelica*) // *Kalelia and Norway: the main trends and prospects of scientific cooperation.* Petrozavodsk, 1998. P. 19–23.

Holm S. O. Pollination density – effects on pollen germination and pollen tube growth in *Betula pubescens* Ehrh. in northern Sweden // New Phytol. 1994. Vol. 126. P. 541–547.

Hong S. H., Shim S. Y., Park H. S. et al. In vitro plantlet regeneration from adventitious buds induced on cuttings of peeled twigs of *Betula costata* Traut // Res. Rep. Inst. For. Gen. Korea. 1986. Vol. 22. P. 35–39.

Huhtinen O. Early flowering of birch and its maintenance in plants regenerated through tissue cultures // Acta Horticult. 1976. Vol. 56. P. 243–249.

Huhtinen O. Callus and plantlet regeneration from anther culture of *Betula pendula* (Roth) // 4th Congr. plant tissue and cell culture: Abst. Calgary, 1978. P. 169.

Huhtinen O., Yahyaoglu Z. Das frühe Blühen von aus Kalluskulturen herangezogenen Pflänzchen bei der Birke (*Betula pendula* Roth) // Silva Genet. 1974. Bd. 23, N 1–3. S. 32–34.

Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A. et al. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe // Forestry: Intern. J. Forest Res. 2010. Vol. 83, N 1. P. 103–119.

Ide V., Nishikawa H. In vitro propagation of *Betula schmidtii* from germinated seedlings // Bull. Tokyo Univ. Forests. 1993. N 89. P. 163–169.

Isidorov V., Jaroszńska J., Krajewska U. et al. GC and GC-MS Investigation of Extractive Components of Birch Buds // 32nd Intern. Symp. on Essential Oils. Wrocław, 2001. P. 54.

Івченко І. С., Панасенко Т. І. Сезонна мінливість ізоформ пероксидази у деяких видів *Euonymus* L. і *Betula* L. // Укр. Ботан. ж. 1979. Т. 36, № 6. С. 542–546.

Jakuszewski T. Stanowisko brozy czeczotowatej w Górcach // Las polski. 1966. Vol. 40, N 15–16. S. 26–27.

Jakuszewski T. Nowe stanowisko brozy czeczotowatej *Betula verrucosa* Ehrh. var. *carelica* K. Merclin w Beskidzie Sadeckim // Roczn. Sek. Dendrol. PTB. 1970. Vol. 24. S. 31–33.

Jakuszewski T. Badania, zmienności i dziedziczności populacji brozy karelskiej z Górców // Arboretum Kórnickie. 1973. N 18. S. 35–81.

Jansson E., Welander M. Micropropagation of some adult *Betula* species // Report 55. Swedish Univ. of Agric. Sci. Dep. of Hort. Sci. 1990. 20 s.

Järvinen P., Palmé A., Morales L. O. et al. Phylogenetic relationships of *Betula* species (*Betulaceae*) based on nuclear ADH and chloroplast *matK* sequences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, N 1. P. 1834–1845.

Johnsson H. Studies of birch species hybrids. I. *Betula verrucosa* × *B. japonica*, *B. verrucosa* × *B. papyrifera* and *B. pubescens* × *B. papyrifera* // *Hereditas*. 1949. Vol. 35. P. 115–135.

Johnsson H. Avkommor av masurbjörk // *Svenska Skogsvf. Tidskr.* 1951. Vol. 49, N 1. S. 34–45.

Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. // *Anal. sumarstvo*. 1974. N 4. P. 91–133.

Jokinen K., Törmälä T. Micropropagation of silver birch (*Betula pendula* Roth) and clonal fidelity of mass propagated birch plants // *Woody Plant Biotechnology*. N. Y., 1991. P. 31–36.

Jokinen K., Törmälä T., Virta U. Clonal fidelity of mass propagated silver birch (*Betula pendula* Roth) // IUFRO Somatic cell genetics Working Party S2-04-07 and NATO Adv. Res. Worksh: Woody plant biotechnology. Placerville, CA, 1989. P. 6.

Jokinen K. J., Honkanen J., Seppänen P., Törmälä T. Biotechnology of the silver birch (*Betula pendula* Roth) // *Agro Industry Hi-Tech*, 1991. P. 23–26.

Jones A. G. Environmental effects on the percentage of stainable and presumed normal pollen in Aster (*Compositae*) // *Amer. J. Bot.* 1976. Vol. 63. P. 657–663.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R. et al. Visakoivu. Curly Birch. Metsälehti Kustannus, 2004. 208 s.

Kulju K. K. M., Pekkinen M., Varvio S. Twenty-three microsatellite primer pairs for *Betula pendula* (*Betulaceae*) // *Mol. Ecol. Notes*. 2004. Vol. 4. P. 471–473.

Laadi M. Regional variations in the pollen seasons of *Betula* in Burgundy: two models for predicting the start of the pollination // *Aerobiologia*. 2001. Vol. 17. P. 247–254.

Larsen C. M. Masurbirk. Rejseberetning – Masurbirk i Finland – Materialet i arboretet // *Dansk Skovforen. Tidsskr.* 1940. Vol. 25. S. 33–72.

Lee B. C., Kim J. H., Park J. I., Suck S. K. L. Rapid micropropagation of *Betula* spp. through *in vitro* tissue culture // *Res. Rep. Inst. For. Gen. Korea*. 1986. Vol. 22. P. 132–138.

Li J., Shoup S., Chen Z. Phylogenetics of *Betula* (*Betulaceae*) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA // *Rhodora*. 2005. Vol. 107. P. 69–86.

Lindquist B. Genetics in Swedish forestry practice // *Svenska Skogsvårdsforeningens Forlag*. Stockholm, 1948.

Lindquist B. Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. 1954. N 2. S. 89–108.

Linsmaier E. M., Skoog F. Organic growth factor requirements of tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* 1965. Vol. 18. P. 100–127.

Lloyd G., McCown B. Commercially-feasible micropropagation of mountain laurel, *Kalmia latifolia*, by use of shoot-tip culture // *Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc.* 1981. Vol. 30. P. 421–427.

Loverine P. T. Pollen germination and tube growth // *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 461–491.

Lyons J. M. Chilling injury in plants // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 445–466.

Martinsson O. Odling av masurbjörk – en outvecklad nisch för svenskt skogsbruk // *Fakta Skog.* 1995. N 11. 4 s.

Martinsson O. Masurbjörk: Odling, produktion och virkesanvändning // Konferens och exkursion i Solviken. Tranås, 1998. Arbetsrapporter 150. Umeå, 2000. 21 s.

Martinsson O., Vetchinnikova L. Management, reproduction and protection of Karelian birch in Fennoscandia // *Intern. Conf.: Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the cover in Eastern Fennoscandia.* Petrozavodsk, 1999. P. 64–65.

Matschke J., Ewald D., Bolland G., Schneck H. Möglichkeiten der beschleunigten Vermehrung von Braunmasebirken // *Beitr. Forstwirtschaft.* 1987a. Bd. 21, N 1. S. 21–25.

Matschke J., Ewald D., Kohlstock N. Einbeziehung der Biotechnologie in die strategie der Forstpflanzen-Zenzuchtung // *Beitr. Forstwirtschaft.* 1987b. Bd. 21, N 2. S. 55–58.

McCown B. Birch (*Betula* spp.) // *Biotechnology in Agriculture and Forestry* / Ed. by Y. P. S. Bajaj. Vol. 5: Trees II. Berlin, 1989. P. 324–341.

McCown B., Amos R. Initial trials with commercial micropropagation of birch selections // *Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc.* 1979. Vol. 29. P. 387–393.

McCown D., McCown B. North American hardwoods // *Cell and tissue culture in Forestry.* 1987. Vol. 3. P. 247–260.

McNeill J., Barrie F. R., Buck W. R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code), Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Bratislava, 2012. 240 p.

Meier-Dinkel A. Micropropagation of birches (*Betula* spp.) // *Biotechnology in Agriculture and Forestry* / Ed. by Y. P. S. Bajaj. Vol. 18: High-Tech and Micropropagation II. Berlin, 1992. P. 40–81.

Mejnartowicz L. Genetyka // *Brzozy – Betula L.* Warszawa; Poznań, 1979. S. 219–264.

Mikkilä H. Guide to the Montell Trail in the Punkaharju Experimental Area // The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. P. 27.

Minocha S. C., Noh E. W., Kausch A. P. Tissue culture and genetic transformation in *Betula papyrifera* and *Populus tremuloides* // Research and development conf. Atlanta, 1986. P. 89–92.

Mulcahy D. L., Mulcahy G. B. The effect of pollen competition // Amer. Sci. 1987. Vol. 75. P. 44–50.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. P. 437–497.

Nagamitsu T., Kawahara T., Kanazashi A. Pollen-limited production of viable seeds in an endemic dwarf birch, *Betula apoiensis*, and incomplete reproductive barriers to a sympatric congener, *B. ermanii* // Biol. Conservation. 2006. Vol. 129. P. 91–99.

Natho G. Variationsbreite und Bestradbildung bei mitteleuropäischen Birkenstippen // Feddes Repert. Spec. nov. regni veget. 1959. Bd. 61, N 3. S. 211–273.

Natho G. Stand and Problematic der *Betula* – Taxonomie in Mitteleuropa // Biol. Zbl. 1964. Bd. 83, N 2. S. 189–195.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam. 1975. 278 p.

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P. et al. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna, 2008. 254 s.

Nordiska museets och Skansens årsbok 1932 / Red. A. Lindblom, G. Berg, S. Svensson. Stockholm, 1932. S. 297–300.

Ogyu K., Tsuda Y., Sugaya T. et al. Identification and characterization of microsatellite loci in *Betula maximowicziana* Regel // Molecular Ecology Notes. 2003. Vol. 3. P. 268–269.

Pabirushka V. Curly birch in Belarus: spread, variability, use // Masurbjörk. Odling, produktion och virkesanvändning / Ed. by O. Martinsson. Arbets rapporter 150. Bilaga. Umeå, 2000. 7 s.

Pagan J., Paganová V. Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) na Slovensku // Zvolen. 1994. N 10. 75 s.

Paganová V. Analysis of Inheritance and Growth of Curly Birch Progenies from Controlled Hybridisation and Possibilities of their Utilisation for Timber Production in Agricultural Landscape // Czech. J. Genet. Plant Breed. 2004. Vol. 40, N 2. P. 51–62.

Paganová V., Pagan J. Present value and perspective of the curly birch growing in Slovakia // Structural and Functional Deviations from Normal Growth and Development of Plants Under the Influence of Environmental Factors: Material of Intern. Conf. Petrozavodsk, 2011. P. 241–245.

Pasonen H.-L., Käpylä M., Pulkkinen P. Effects of temperature and pollination site on pollen performance in *Betula pendula* Roth – evidence for genotype-environment interactions // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 100. P. 1108–1112.

Pasonen H.-L., Pulkkinen P., Käpylä M. Do pollen donors with fastest-growing pollen tubes sire the best offspring in an anemophilous tree, *Betula pendula* (Betulaceae)? // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 854–860.

Pasonen H.-L., Pulkkinen P., Kärkkäinen K. Genotype-environment interactions in pollen competitive ability in an anemophilous tree, *Betula pendula* Roth // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105. P. 465–473.

Pätiälä R. V. Pirun puristama visakoivu // Suomen Luonto. 1980. Vol. 39, N 1. S. 3–5.

Perez C. R., Postigo P. Procédé de rajeunissement complet *in vitro* préalable à la micropropagation d'arbres adultes ou âgés sélectionnés: Заявка 2626285 Франция. МКИ4 С 12 5/00/ Fouret Yolande; Fouret Y. № 8800673. Заявл. 22.01.88; Опубл. 28.07.89.

Pietarinen P., Pasonen H.-L. Pollen performance and male fitness in an anemophilous, monoecious tree, *Betula pendula* // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. S. 1284–1291.

Pork K., Sander R. Maarajkase levikust Lääne-Eestis // Eesti loodus. 1973. N 6. S. 332–335.

Raulo J. Netijän visakoivikon päätehakkun tuoyos ja toutto // Silva Fenn. 1980. Vol. 12. P. 245–252.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fenn. 1978. Vol. 12, N 4. S. 245–252.

Regel E. Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer arten // Bull. Soc. Nature. Mosquae. 1865. Bd. 38, N 4. S. 388–434.

Roy A., Frascaria N., MacKay J., Boysquet J. Segregating Random Amplified Polymorphic DNAs (RAPDs) in *Betula alleghaniensis* // Theor. Appl. Genet. 1992. Vol. 85. P. 173–180.

Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk // Medd. Foren. Det. Norske Skogforsøksv. 1954. Vol. 43. S. 451–505.

Ryyänänen L. Rauduskoivun (*Betula pendula*) kloonaus // Sorbifolia. 1987. Vol. 18, N 3. S. 109–114.

Ryyänänen L. Cloning of *Betula pendula* and *Betula pubescens* by means of tissue culture // Bull. Finn. Forest Res. Inst. 1988. N 304. P. 24–30.

Ryyänänen L., Ryyänänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture // Silva Fenn. 1986. Vol. 20, N 2. P. 139–147.

- Ryynänen L., Viherä-Aarnio A. Mikrolisätyt koivut-siemenviljelysten tulevaisuus? // Metsäntutkimus laitoksen tiedonantoja. 1994. Vol. 525. S. 75–83.
- Saarnijoki S. Visan arvoitus valkenemassa // Metsälehti. 1944. N 5.
- Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa // Folia Forestalia. 1976. N 263. S. 3–28.
- Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu // Dendrologian seuran tiedotuksia. 1980. Vol. 11, N 1. S. 4–14.
- Saito A., Ide Y. *In vitro* plantlet regeneration from adventitious buds induced on cuttings of peeled twigs of Japanese white birch // J. Jap. For. Soc. 1985a. Vol. 67, N 7. P. 282–284.
- Saito A., Ide Y. *In vitro* plantlet regeneration from adventitious buds induced by petiole culture in Japanese white birch // J. Jap. For. Soc. 1985b. Vol. 67, N 9. P. 373–375.
- Särkilähti E. Micropropagation of a mature colchicine-polyploid and irradiation-mutant of *Betula pendula* Roth // Tree Physiol. 1988. N 4. P. 173–179.
- Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito // Metsätal. Aikakauslehti. 1966. Vol. 83, N 8. S. 331–333.
- Sato T. Basic studies of organ and callus culture in woody plants // Bull. For. Forest Prod. Res. Inst. 1991. N 360. P. 35–119.
- Sato T., Ide Y., Saito A. Tissue culture technology in the rapid clonal propagation of Japanese white birch // J. Jap. For. Soc. 1986. Vol. 68, N 8. P. 343–346.
- Scholz E. Die vegetative Vermehrung der Braunmaserbirke // Forst und Jagdz. Sondern. «Forstl. Samenplantagen». 1960. Bd. II. S. 52–55.
- Scholz E. Das Verbreitungsgebiet der Braunmaserbirke // Arch. Forstwesen. 1963a. Bd. 12, N 12. S. 1243–1253.
- Scholz E. Die rationelle Bewirtschaftung der Birke // Sozialistische Forstwirtschaft. 1963b. Bd. 13, N 12. S. 362–367.
- Sibul I., Habicht K.-L., Ploomi A. Curly birch stands and cultivation results in Estonia // Structural and Functional Deviations from Normal Growth and Development of Plants Under the Influence of Environmental Factors: Material of Intern. Conf. Petrozavodsk, 2011. P. 310–313.
- Simola L. K. Nitrogen metabolism of leaf and microspore callus of *Betula pendula* // Primary and secondary metab. plant cell cult. 1985a. P. 74–84.
- Simola L. K. Propagation of plantlets from leaf callus of *Betula pendula* f. *purpurea* // Sci. Hort. 1985b. Vol. 26, N 1. P. 77–85.
- Srivastava P. S., Steinhauer A., Glock H. Plantlet differentiation in leaf and root cultures of birch (*Betula pendula* Roth) // Plant Sci. 1985. Vol. 42, N 3. P. 209–214.
- Staden J., Zazimalova E., George E. F. Plant growth regulators II: Cytokinins, their analogues and antagonist // Plant Propagation by Tissue Culture / Eds.

E. F. George, M. Hall, G. J. De Kleck. Vol. 1. The Background. Netherlands, 2008. P. 205–226.

Struve D. K., Lineberger R. D. Restoration of high adventitious root regeneration potential in mature *Betula papyrifera* Marsh. softwood stem cuttings // Can. J. For. Res. 1988. Vol. 18. P. 265–269.

Svoboda P. Lesní dřeviny a jejich porosity. III. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1957. 457 s.

Teusan A. Auf der Suche nach fichtengerechten Verbißschutzverfahren mit chemischen Mitteln // Forstpflanz. Forstsam. 1983. Bd. 23, N 3. S. 53–55.

Vaarama A., Valanne T. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb. // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1973. N 10. P. 70–94.

Václav E. Rozšíření, vlastnosti a pěstování svalcovité břízy v ČSSR // Přírodovědecký časopis slezský. 1961. Sv. 22, N 2. S. 151–171.

Václav E. Utilization of technical forms of trees as exemplified by Birch // Lesn. Pr. 1963. Vol. 42, N 9. P. 402–405.

Václav E., Kučera B., Rezábek J. Anatomické fyzikální a mechanické znaky a vlastnosti dřeva svalcovité, ockové a plamenné břízy // Sb. Ved. lesn. ústavu VSZ Praze. 1969. Sv. 12, N 11. S. 111–127.

Vailionis L. Lietuvos berzu rėta. Referat: Die Wisakrankheit in den Wäldern Litauens // Scr. Hort. bot. Univ. Kaunas. 1935. Vol. 3. S. 5–36.

Valanne T. Colchicine effects and colchicine induced polyploidy in *Betula* // Ann. Acad. Sci. Fenn. A. Ser. Biol. 1972. Vol. 191. P. 23–24.

Vesterinen E. Hat die Maserbirke Zukunft in Europa? // Schweiz. Ztschr. Forstwesen. 1957. Bd. 108, N 2. S. 110–112.

Vesterinen E. Onko visapuulla tulevaisuutta? // Metsät. Aikak. 1966. Vol. 83, N 8. S. 334–335.

Vetchinnikova L. V. To the problem of form diversity of curly birch // Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, nature conservation). Petrozavodsk, 1997. P. 35.

Viherä-Aarnio A., Ryyänänen L. Growth, crown structure and seed production of birch seedlings, grafts and micropropagated plants // Silva Fenn. 1995. Vol. 29, N 1. P. 3–12.

Viherä-Aarnio A., Heikkilä R. Effect of the latitude of seed origin on moose (*Alces alces*) browsing on silver birch (*Betula pendula*) // Forest Ecol. Manage. 2006. N 229. P. 325–332.

Viherä-Aarnio A., Velling P. Micropropagated silver birches (*Betula pendula*) in the field – performance and clonal differences // Silva Fenn. 2001. Vol. 35, N 4. P. 385–401.

Wallin A., Montalba F. *In vitro* propagation of curly birch (*Betula pendula* Roth f. *carelica*) // VI Intern. Congr. of plant tissue and cell culture. Minnesota, 1986. P. 402.

Welander M. Biochemical and anatomical studies of birch (*Betula pendula* Roth) buds exposed to different climatic conditions in relation to growth *in vitro* // Genetic manipulation of woody plants. Basic life sciences. 1988. Vol. 44. P. 79–99.

Welander M. Micropropagation of birch // Micropropagation of Woody Plants / Ed. by M. R. Ahuja, 1993. P. 223–246.

Welander M. Influence of environment, fertilizer and genotype on shoot morphology and subsequent rooting of birch cuttings // Tree Physiol. 1995. N 15. P. 11–18.

Welsh J. R., Klatt A. R. Effects of temperature and photoperiod on spring wheat pollen viability // Crop. Sci. 1971. Vol. 11. P. 864–865.

Welsh J., McClelland M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers // Nucl. Acids Res. 1990. Vol. 18. P. 7213–7218.

Zeng J., Zou Y., Bai J., Zheng H. RAPD analysis of genetic variation in natural populations of *Betula alnoides* from Guangxi, China // Euphytica. 2003a. Vol. 134, N 1. P. 33–41.

Zeng J., Wang Z., Zhou S. *et al.* Allozyme Variation and Population Genetic Structure of *Betula alnoides* from Guangxi, China // Biochem. Genet. 2003b. Vol. 41, N 3–4. P. 61–75.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1. Карельская береза – высокоценное растение и уникальный биологический объект	13
1.1. Биологические особенности карельской березы	13
1.2. Происхождение карельской березы	25
1.2.1. Влияние факторов биотической и абиотической природы	27
1.2.2. Влияние генетических факторов	34
1.3. Причины и возможные механизмы образования узорчатой древесины	47
Глава 2. Ареал карельской березы и ее ресурсы на территории стран Северной, Центральной и Восточной Европы ...	74
Глава 3. Карельская береза в Республике Карелия и опыт ее культивирования	104
3.1. История изучения карельской березы и опыт создания лесных культур	104
3.2. Современное состояние ресурсов карельской березы на особо охраняемых природных территориях	112
3.2.1. Северная часть Прионежья (Кондопожский и Прионежский районы)	114
3.2.2. Южная часть Прионежья (Прионежский район)	129
3.2.3. Заонежский полуостров и Кижские шхеры (Медвежьегорский район)	137
3.3. Современное состояние культур карельской березы в Республике Карелия	147
3.4. Зарубежный опыт культивирования карельской березы	158
Глава 4. Динамика ресурсов карельской березы в условиях изменения природно-климатической среды и антропогенных воздействий	168
4.1. Особенности популяционно-генетической структуры карельской березы	168
4.2. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Республике Карелия	177
4.2.1. Молекулярное маркирование генома представителей рода <i>Betula</i> L.	177
4.2.2. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы с помощью RAPD- и микросателлитных маркеров	184
	307

4.3. Динамика численности карельской березы и причины ее снижения в природных и искусственно созданных насаждениях в Республике Карелия	192
Глава 5. Репродуктивный потенциал карельской березы и использование современных биотехнологий для ее воспроизводства	211
5.1. Репродуктивный потенциал карельской березы: семенное и вегетативное размножение	211
5.1.1. Семенное размножение	213
5.1.2. Вегетативное размножение	226
5.2. Использование современных биотехнологий для воспроизводства карельской березы	235
5.2.1. Основные этапы клонального микроразмножения вегетативных тканей карельской березы <i>in vitro</i>	244
5.2.2. Влияние цитокинина на морфо- и органогенез меристемы в культуре тканей	254
5.2.3. Создание коллекции клонов <i>in vitro</i>	259
Заключение	267
Литература	275

TABLE OF CONTENTS

Introduction	5
Chapter 1. Curly birch – a valuable plant and a unique biological item	13
1.1. Biological characteristics of curly birch	13
1.2. The origin of curly birch	25
1.2.1. Effects of biotic and abiotic factors	27
1.2.2. Effects of genetic factors	34
1.3. Causes and presumable mechanisms of figured wood formation	47
Chapter 2. Curly birch distribution and resources in the countries of Northern, Central and Eastern Europe	74
Chapter 3. Curly birch in the Republic of Karelia and the experience of its cultivation	104
3.1. The history of curly birch studies, and the experience of cultivation	104
3.2. Current state of curly birch resources in protected areas	112
3.2.1. Northern Onega region (Kondopozhsky and Prionezhsky Districts)	114
3.2.2. Southern Onega region (Prionezhsky District)	129
3.2.3. Zaonezhsky Peninsula and Kizhi skerries (Medvezhjegorsky District)	137
3.3. Current state of curly birch cultivated stands in the Republic of Karelia	147
3.4. International experience of curly birch cultivation	158
Chapter 4. Dynamics of curly birch resources in conditions of environmental change and human impact	168
4.1. Characteristic features of curly birch population genetic structure	168
4.2. Assessment of genetic diversity of curly birch populations in the Republic of Karelia	177
4.2.1. Molecular marking of genus <i>Betula</i> L. genome	177
4.2.2. Assessment of genetic diversity of curly birch populations using RAPD- and microsatellite markers	184
4.3. Changes in the numbers of curly birch and the reasons of its decline in natural and cultivated stands in the Republic of Karelia	192
Chapter 5. Reproductive potential of curly birch, and application of modern biotechnologies in its propagation	211
5.1. Curly birch reproductive potential: seed and vegetative propagation	211
5.1.1. Seed propagation	213
5.1.2. Vegetative propagation	226
	309

5.2. Application of modern biotechnologies in propagating of curly birch	235
5.2.1. Key stages of <i>in vitro</i> clonal micropropagation of curly birch vegetative tissues	244
5.2.2. Effect of cytokinin on morpho- and organogenesis in the meristem in tissue culture	254
5.2.3. Establishing <i>in vitro</i> clone collections	259
Conclusions	267
References	275

L. Vetchinnikova, A. Titov, T. Kuznetsova

CURLY BIRCH: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction

The book summarizes the results of years of research on curly (Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, which is known for its valuable figured wood, but has largely lost the naturally reproducing gene pool. Own and published data were used to describe the principal biological characteristics of curly birch, delineate its current distribution range, identify the main factors for their change over the past nearly 100 years. Special focus is on the dynamics of curly birch resources in conditions of environmental change and human impact. Data on the curly birch reproductive potential are provided, and application of modern biotechnology for its propagation and conservation of the genetic diversity are examined. Issues related to the origin of curly birch and the mechanisms behind the formation of figured wood are considered.

For scientists, academics, PhD and degree students of forestry and biological sciences, as well as for researchers and specialists in conservation and reproduction of plant resources.

Научное издание

Лидия Васильевна Ветчинникова
Александр Федорович Титов
Татьяна Юрьевна Кузнецова

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
биологические особенности,
динамика ресурсов и воспроизводство**

*Печатается по решению Ученого совета Института леса
Карельского научного центра РАН*

Редактор Л. В. Кабанова
Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Сдано в печать 27.12.2013 г. Формат 60х84¹/₁₆.
Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 15,4. Усл. печ. л. 17,9. Тираж 300 экз.
Изд. № 202. Заказ № 430

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50